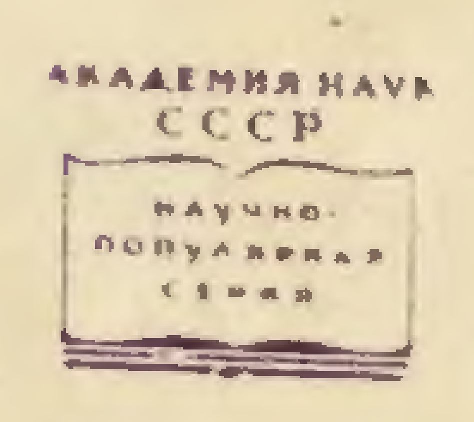
Я · Д · КИРШЕНБЛАТ

ТЕЛЕРГОНЫ

ХИМИЧЕСКИЕ СРЕДСТВА ВОЗДЕЙСТВИЯ ЖИВОТНЫХ



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Научно-популярная серия

Я. Д. КИРШЕНБЛАТ

ТЕЛЕРГОНЫ — ХИМИЧЕСКИЕ СРЕДСТВА ВОЗДЕЙСТВИЯ ЖИВОТНЫХ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1968

Одним из средств воздействия животных на другие организмы служат особые вещества — телергоны, которые вырабатываются и выводятся в окружающую среду специальными органами. Эти вещества относятся к разным классам органических соединений, но их объединяет одно общее свойство — необычайно высокая биологическая активность. Даже небольшие их дозы вызывают характерные изменения поведения восприимчивых животных, возбуждают определенные инстинкты и оказывают влияние на строение тела и функции различных органов. Действие телергонов иногда проявляется на значительном расстоянии. В книге рассказывается о биологическом значении телергонов, их химическом строении и действии на разных животных.

2-10-2
50—67

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

Любой организм в процессе своей жизнедеятельности вырабатывает большое число биологически активных веществ. Одни из них оказывают свое действие внутри того организма, который их образует. Они служат химическими возбудителями и регуляторами определенных морфологических и физиологических процессов (гормоны, гормоноиды, парагормоны) или участвуют в передаче процессов возбуждения и торможения (медиаторы). Другие вещества выводятся в окружающую среду, где действуют на особей того же вида или на организмы, относящиеся к иным видам. Подобно тому, как высшие растения образуют и выделяют *колины*[1], специфически действующие на другие растения, и *фитонциды*[2], подавляющие жизнедеятельность микроорганизмов, так и многоклеточные животные вырабатывают *телергоны* — вещества, оказывающие специфические воздействия на другие организмы.

Телергоны образуются специальными одноклеточными или многоклеточными железами внешней секреции. Выводные протоки этих желез открываются на разных участках поверхности тела или в полости, сообщающиеся с внешней средой. Часто имеются специальные дополнительные приспособления, которые обеспечивают выбрасывание, разбрызгивание и испарение телергонов или служат для их введения в тело других животных. Многие телергоны обладают чрезвычайно высокой биологической активностью и действуют на очень большом расстоянии.

Биологическое значение разных телергонов неодинаково. Одни из них привлекают особей противоположного пола, другие — стимулируют или тормозят развитие половых желез, третьи — обусловливают определенное поведение, четвертые — отпугивают врагов, пятые — парализуют

добычу и т. д. У общественных насекомых — термитов, муравьев и пчел — телергоны играют весьма важную роль в координации деятельности всех особей одной семьи. Телергоны паразитов вызывают специфические изменения в организме их хозяев.

По химическому строению телергоны относятся к разным классам органических соединений: белковым веществам, стероидам, кислотам, спиртам и др. Сейчас ученые уже делают попытки установить связь между особенностями строения и размерами молекул разных телергонов и их биологическими свойствами. Однако у представителей разных типов животных телергоны, имеющие одинаковое биологическое значение, могут очень сильно различаться по химическому строению. С другой стороны, телергоны сходного химического строения могут иметь совершенно разное биологическое значение у филогенетически далеких групп животных. Очевидно, способность к выработке телергонов возникла в процессе эволюции независимо у разных типов и классов животного мира в связи с конкретными особенностями их строения и образа жизни. Некоторые классы и отряды животных характеризуются определенными телергонами, хотя в этом отношении иногда могут наблюдаться далеко идущие аналогии у представителей филогенетически не родственных друг другу групп. Учитывая это обстоятельство и то, что пока установлена химическая природа лишь немногих телергонов, сейчас их наиболее целесообразно классифицировать по биологическому значению.

Хотя за последние годы появилось довольно много специальных научных исследований и несколько научно-популярных статей о телергонах, широким кругам биологов и химиков эти работы еще мало известны. До сих пор ни в советской, ни в зарубежной литературе не опубликовано ни одной книги о телергонах. Между тем открытие и изучение этих веществ подняло ряд важных биологических проблем. Поэтому в данной книге не только излагаются основные факты о телергонах, установленные к настоящему времени, но и дается их общебиологическая оценка. Возможно, что эта небольшая книга привлечет к телергонам внимание биологов разных специальностей и будет способствовать более интенсивному изучению этих биологически активных веществ.

ТЕРМИНОЛОГИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ ТЕЛЕРГОНОВ

На современном этапе развития биологических наук, когда объем фактического материала увеличивается чрезвычайно быстро, а наиболее интересные открытия делаются в пограничных областях с другими естественными науками, особенно важно, чтобы каждый новый научный термин имел совершенно точное определение и четкое смысловое содержание. Это относится и к классификации телергонов. В силу ряда причин с самого начала новые термины в этой области были составлены и обоснованы крайне неудачно. Их принятие сделало бы необходимым пересмотр и изменение основных положений и общепринятых терминов в одной из смежных научных дисциплин — в эндокринологии. Некоторые термины вызвали решительные возражения. Дискуссия по терминологии и классификации телергонов не ограничилась спорами этимологического характера или относительно приоритета, а сразу же оказалась связанной с научными вопросами принципиального характера. Поэтому прежде, чем перейти к изложению данных о телергонах, необходимо рассмотреть и обсудить вопросы терминологии и классификации этих веществ.

В 1932 г. известный немецкий физиолог Альбрехт Бете[3] предложил значительно расширить понятие о гормонах и включить в него все биологически активные вещества, образующиеся в организме и важные для жизни особи или для сохранения вида, которые могут служить химическими раздражителями либо в том же организме, либо у других живых существ. Таким образом, Бете решил распространить понятие о гормонах почти на все биологически активные вещества животного или растительного происхождения. При этом он разделил их на эндогормоны, оказывающие свое действие в вырабатывающем их организме, и на эктогормоны, действующие на другие организмы. В свою очередь, эктогормоны были подразделены на две группы: гомойогормоны, действующие на других особей того же вида, и аллойогормоны, действующие на организмы других видов.

Если содержание, вложенное Бете в понятие «эндогормоны», в общих чертах совпадало с тем, которое подавляющее большинство исследователей вкладывает в понятие о гормонах, то под названием «эктогормоны» он объединил разнородные вещества, имеющие самое разнообразное биологическое значение. К «гомойогормонам» Бете отнес гормоны, проникающие у живородящих животных из организма матери во внутриутробно развивающихся детенышей или, наоборот, переходящие из тела эмбрионов в организм матери, а также вещества, обусловливающие встречу половых клеток, определяющие видовые, семейные и индивидуальные запахи и привлекающие особей противоположного пола. К «аллойогормонам» он отнес выделения тлей, привлекающие муравьев, вещества паразитов, воздействующие на хозяев, ароматы цветов, привлекающие насекомых, и пахучие вещества листьев растений, отпугивающие растительноядных животных. Бете считал, что «эктогормоны» обладают видовой специфичностью, а «эндогормоны» лишены ее.

Предложенное Бете распространение понятия о гормонах на столь обширный круг разнообразных биологически активных веществ, так резко отличающихся друг от друга по месту образования, способу выведения и биологическому значению, встретило решительные возражения со стороны многих ученых. Уже в течение многих лет термин «гормон», введенный в 1905 г. английским физиологом Э. Старлингом, прочно связан с представлением о внутренней секреции организма. Гормонами называются специфические физиологически активные вещества, вырабатываемые специальными эндокринными органами или тканями, выводимые в кровь, лимфу или другие тканевые жидкости и оказывающие действие на строение и функции вырабатывающего их организма. Поэтому совершенно недопустимо распространять понятие «гормон» на продукты желез внешней секреции, выделяемые через их выводные протоки на поверхность тела или в полости, сообщающиеся с внешней средой. Это в корне противоречит основному содержанию, вложенному в понятие о гормонах. Предложенный Бете термин «эктогормон» неправилен по своему существу, так как нельзя говорить об «эктоинкрете». По-видимому, это понял и сам Бете, поскольку в дальнейшем он больше не пользовался термином «эктогормо-

ны» и даже не упомянул о нем в своей подробной классификации биологически активных веществ, опубликованной в 1952 г. в книге «Общая физиология»[4].

Однако другие исследователи стали пользоваться в своих работах термином «эктогормоны», поскольку до 1957 г. в научной литературе не было других терминов для обозначения многих биологически активных веществ, объединенных Бете под этим названием. Правда, в 1938 г. немецкий зоолог Г. Коллер[5] назвал эти вещества «экзогормонами», но этот термин также неправилен, так как нельзя говорить об «экзоинкретах».

Почти одновременно с Бете американский энтомолог А. Пикенс[6] назвал вещества, вырабатываемые термитами и оказывающие определенные воздействия на других особей той же семьи — «социогормонами». Этот термин еще менее удачен. Гормоны являются веществами, участвующими в регуляции функций организма, и не действуют непосредственно на других особей насекомых, а вещества, оказывающие такое действие, представляют собой продукты желез внешней секреции и, следовательно, не являются гормонами.

В 1957 г. Я. Д. Киршенблат[7] предложил для обозначения биологически активных веществ, выделяемых животными в окружающую среду и служащих для воздействия на другие организмы, новый термин «телергоны», образованный из двух греческих слов: τῆλε — вдали и ἔργον — действие. При этом телергоны были четко противопоставлены гормонам, парагормонам, медиаторам нервного возбуждения и другим веществам, действующим в качестве химических раздражителей или регуляторов функций в том организме, в котором они вырабатываются.

Понятие о телергонах охватывает значительно меньшее число биологически активных веществ, чем понятие, вложенное Бете в термин «эктогормоны», но гораздо более четко. Телергоны являются продуктами желез внешней секреции многоклеточных животных. Их биологическое значение заключается в специфическом действии на других особей того же самого вида или на животных, относящихся к другим видам. К телергонам не относятся: продукты желез животных, служащие специально для питания других особей и имеющие для них, главным образом, пищевое (энергетическое) значение; стимуляторы оплодотворения (гамоны), вырабатываемые половыми клетками;

пахучие вещества растений, привлекающие или отпугивающие животных, которые Бете также включил в число «эктогормонов».

Я. Д. Киршенблат разделил телергоны на гомотелергоны, действующие на других особей своего вида, и гетеротелергоны, действующие на животных других видов.

Понятие «гомотелергоны» очень сильно отличается от понятия «гомойогормоны», предложенного Бете. Гомотелергоны представляют собой продукты желез внешней секреции животных, которые привлекают других особей своего вида, служат для опознавания следов определенной особи или семьи, являются химическими сигналами или стимуляторами определенного поведения, влияют на формирование половых желез и на процессы размножения. К гомотелергонам не относятся гормоны, переходящие из организма беременных самок млекопитающих в кровь развивающихся плодов и из плаценты в кровь матери, которые Бете также причислял к «гомойогормонам», а также гамоны, вырабатываемые зрелыми половыми клетками.

Понятие «гетеротелергоны» также сильно отличается от понятия «аллойогормоны». К гетеротелергонам относятся продукты желез внешней секреции животных, которые отпугивают врагов, обездвиживают добычу, участвуют во взаимодействиях между симбионтами или между паразитами и хозяевами. Пахучие вещества растений, причисленные Бете к «аллойогормонам», не относятся к гетеротелергонам.

Таким образом, термины и определения, предложенные Я. Д. Киршенблатом, дают достаточно четкие представления об определенных группах биологически активных веществ, вырабатываемых многоклеточными животными.

В 1959 г. немецкий биохимик Петер Карльсон и швейцарский зоолог Мартин Люшер[8], очевидно, не зная о названиях, предложенных ранее Я. Д. Киршенблатом, предложили новый термин «феромоны» для обозначения веществ, называемых гомотелергонами. Они составили его из двух греческих слов: φερεῖν — переносить и ὁρμᾶν — возбуждать. Вскоре английский ученый Г. Майклем[9] справедливо указал, что термин «феромоны» составлен этимологически неправильно, так как в нем нет структурного ключа от греческого слова ὁρμᾶν (или ὁρμάω). Майклем

предложил исправить его на «ферормоны». Тогда Карльсон и Люшер в примечании к статье Майклема дали новое этимологическое истолкование термину «феромоны». Они заявили, что в данном случае окончание «mone» применяется ими лишь в качестве подходящего суффикса, используемого в таких научных терминах, как гормоны, гамоны и термоны.

Согласно определению Карльсона и Люшера, «феромоны» представляют собой вещества, секретируемые животными в окружающую среду и вызывающие у других особей того же вида специфическую реакцию (например, определенное поведение или процесс развития). Они могут действовать на организм других особей разными путями, но механизм их действия еще не изучен. Поэтому, хотя Карльсон и Люшер указали, что по способу действия на организм эти вещества можно подразделить на две группы («феромоны», действующие на рецепторы, и «телемоны», всасывающиеся в кровь через стенки пищеварительного канала), но предупредили, что такое подразделение преждевременно.

Термин «феромоны» был предложен почти одновременно в нескольких статьях, опубликованных на английском и немецком языках. Вскоре его стали довольно широко применять в научной литературе. Однако имеются весьма существенные основания для того, чтобы совершенно отказаться от дальнейшего применения этого термина.

Согласно первоначальной концепции Карльсона и Люшера, термин «феромоны» (или «ферормоны») был образован от греческого слова ὁρμάν. Между тем в современной научной литературе все термины, образованные от этого слова, прочно связаны с представлением о внутренней секреции организма. Поэтому было бы в корне неправильным пользоваться производным от слова «гормон» для обозначения каких-либо продуктов внешней секреции.

Кроме того, раньше, чем Карльсон и Люшер предложили термин «феромоны», для обозначения тех же биологически активных веществ уже существовал термин «телергоны», предложенный Я. Д. Киршенблатом в 1957 г. и имеющий несомненное право на приоритет. Понятие «гомотелергоны» полностью совпадает с понятием «феромоны». Однако термин «гомотелергоны» является более точным, так как указывает, что эти вещества относятся к телергонам и действуют на других особей своего вида.

Было бы неправильным чересчур резко отграничивать гетеротелергоны от гомотелергонов, так как между некоторыми группами этих веществ существуют постепенные переходы, показывающие, что в процессе эволюции животных при определенных условиях гомотелергоны могли становиться гетеротелергонами и наоборот. Особенно наглядные примеры этого можно найти в жизни муравьев.

Оплодотворенные самки муравьев вырабатывают специальные телергоны, привлекающие рабочих муравьев. Эти телергоны жадно слизываются рабочими особями с поверхности тела самки и затем передаются другим членам муравьиной семьи. Они являются специфическими раздражителями, вызывающими определенное поведение муравьев по отношению к самке. Их наличие необходимо для нормальной координации жизни муравейника.

Как правило, это типичные гомотелергоны. Однако нередко телергоны самок муравьев одного вида оказывают характерное действие на рабочих особей, относящихся к другим видам муравьев, т. е. становятся гетеротелергонами. Так бывает в тех случаях, когда по каким-либо причинам муравейник лишается половозрелой самки. Тогда рабочие муравьи принимают новую самку. При этом они могут принять самку другого вида, слизывают ее телергон и начинают заботиться о ней и ее потомстве.

Так, например, самка рыжего лесного муравья (Formica rufa) принимается в муравейник бурого лесного муравья (Formica fusca). Самка кровавого муравья-рабовладельца (Formica sanguinea) заползает в муравейник бурого лесного муравья и убивает там взрослых муравьев этого вида. Когда же после этого из куколок выходят молодые рабочие особи бурого муравья, то они облизывают телергон самки кровавого муравья и начинают заботиться о ней, как о самке своего вида.

Оплодотворенная самка Bothriomyrmex проникает в муравейник Tapinoma erraticum, забирается на спину единственной имеющейся там половозрелой самки этого вида, отгрызает ей голову и занимает в муравейнике ее место. Рабочие особи Tapinoma слизывают телергон самки Bothriomyrmex и заботятся о ней и ее потомстве. У некоторых муравьев (например, у Wheeleriella santschii, Anergates atratulus, Teleuteromyrmex schneideri и ряда других видов) вообще не бывает рабочих особей, и они воспитываются в чужих муравейниках. Телергоны половозрелых

самок этих видов слизываются рабочими особями тех муравьев, у которых они поселяются и на которых действуют подобно телергонам собственных самок. Очевидно, некоторые насекомые, обитающие в муравейниках и называемые мирмекофилами, вырабатывают гетеротелергоны, сходные по ряду свойств с гомотелергонами самок тех видов муравьев, у которых они поселяются. Возможно, что такое сходство в свойствах телергонов и привело к возникновению тех своеобразных взаимоотношений, которые сложились в процессе эволюции между муравьями и этими мирмекофилами.

С другой стороны, буфотоксин — гетеротелергон, выделяемый многими видами жаб для защиты от врагов, у головастиков обыкновенной жабы (Bufo bufo) стал гомотелергоном, вызывающим реакцию бегства.

На основании приведенных доводов необходимо полностью отказаться от применения термина «феромоны» (или «ферормоны»), а все вещества, служащие животным для воздействия на особей своего вида или на животных, относящихся к другим видам, следует называть телергонами.

Я. Д. Киршенблат [10] разработал классификацию телергонов по биологическому значению для образующих их животных.

Согласно этой классификации, гомотелергоны подразделяются на следующие группы веществ:

1) Эпагоны (Epagona, от ἐπαγεῖν — привлекать), привлекающие других особей своего вида, преимущественно половозрелых особей противоположного пола;

2) Одмихнионы (Odmichniona, от ὀδμή — запах и ἴχνιον — след), служащие пахучими метками, облегчающими ориентировку на местности и придающие индивидуальный или «семейный» запах гнезду и различным объектам на окружающей территории;

3) Торибоны (Thorybona, от θορυβεῖν — вызывать тревогу), вызывающие у других особей той же семьи или стаи реакции тревоги, бегства или нападения;

4) Гонофионы (Gonophyona, от γόνος — пол и — φύειν творить), вызывающие формирование или изменение признаков пола;

5) гамофионы (Gamophyona, от γάμος — брак и φύειν — творить), влияющие на созревание половых желез и наступление процессов размножения;

6) **этофионы** (Ethophyona, от ἔθος — обычай, поведение и φύειν — творить), вызывающие характерное поведение и проявление определенных инстинктов.

Гетеротелергоны Я. Д. Киршенблат подразделил на следующие четыре группы веществ:

7) **лихневмоны** (Lichneumona, от λίχνευμα — лакомство) — вырабатываемые мирмекофилами или термитофилами, вызывающие у муравьев или термитов определенное поведение, а иногда оказывающие на них возбуждающее или наркотическое действие;

8) **аминоны** (Amynona, от ἀμύνειν — отгонять), предохраняющие от нападения врагов;

9) **прогаптоны** (Prohaptona, от προ — пред и ἅπτειν — хватать), обездвиживающие или убивающие добычу;

10) **ксеноблаптоны** (Xenoblaptona, от ξένος — хозяин, гость и βλάπτειν — повреждать), служащие паразитам для воздействия на организм хозяина.

Французский энтомолог Реми Шовен[11], пользующийся термином «феромоны», в 1960 г. предложил разделить эти вещества у пчел на две группы, обладающие противоположным биологическим действием. Одну из них он назвал «**эпагины**» (épagines), включив в нее вещества «привлечения» и «узнавания», а другую — «**репульсины**» (répulsines), включив в нее вещества, вызывающие тревогу, бегство или нападение. Шовен справедливо указал, что пахучие вещества нектара и пыльцы цветов, причисленные Бете к эктогормонам, не являются «феромонами». Для этих веществ он предложил новый термин — «**аллектины**» (allectines).

Понятие «эпагины» Шовена только частично совпадает с понятием «эпагоны» Киршенблата, хотя оба термина образованы от греческого слова ἐπαγεῖν. В группу «эпагинов» Шовен включил также вещества, относимые Киршенблатом к «одмихнионам» и «гонофионам». Термин «репульсины» предложен Шовеном для той группы веществ, которая была названа немецким физиологом Карлом Фришем «веществами испуга», а Киршенблатом — «торибонами». При дальнейшем изложении мы будем пользоваться классификацией Я. Д. Киршенблата, поскольку классификация Р. Шовена уступает ей во многих отношениях.

Некоторые ученые при обсуждении вопросов о происхождении эндокринных желез и об эволюции гормонов высказывали мнение о возможности эволюционной связи

между гормонами и телергонами, а также между железами, их образующими.

Чешский ученый Владимир Новак[12] считает, что у насекомых в процессе филогенеза гормоны последовательно проходят следующие шесть стадий эволюции: прегормональную, протогормональную, стадии тканевого, первичного (независимого) железистого, вторичного (зависимого) железистого гормона и экзогормона. По его мнению, гомотелергоны (которые Новак называет экзогормонами) представляют собой высшую (шестую) стадию эволюции гормонов, так как они раньше якобы осуществляли регуляцию функций в организме одной особи, а затем начали действовать на других особей, относящихся к тому же самому виду насекомых.

Не останавливаясь здесь на рассмотрении вопроса о первых пяти стадиях эволюции гормонов, следует самым решительным образом высказаться против концепции Новака, рассматривающей телергоны в качестве «высшего» этапа эволюции гормонов. Как уже многократно указывалось, гомотелергоны образуются железами внешней секреции. Такие железы хорошо развиты почти у всех классов беспозвоночных и имеются уже у низших червей. Между тем настоящие железы внутренней секреции, вырабатывающие «первичные» и «вторичные железистые гормоны» (по терминологии Новака), появились в процессе эволюции животного мира гораздо позже и приобрели особенно важное значение только у немногих высших классов беспозвоночных (ракообразные, насекомые, головоногие моллюски) и у позвоночных животных. Ни в одном случае не было доказано, что железы внешней секреции произошли из эндокринных желез. Следовательно, нет оснований считать, что первоначально гомотелергоны были гормонами, регулировавшими какие-либо физиологические или морфологические процессы в том организме, который их вырабатывал.

С бо́льшим основанием можно предположить, что в процессе эволюции некоторые железы внутренней секреции произошли из экзокринных желез, раньше вырабатывавших телергоны. При определенных условиях телергоны, действовавшие на других особей своего вида, могли попадать не во внешнюю среду, а в кровь и ткани образующего их организма и оказывать на него физиологическое действие. Позднее, по тем или иным причинам действие этого

телергона на других особей могло утратить свое прежнее значение для биологии данного вида, а действие на вырабатывающий его организм, наоборот, стать очень важным. В результате естественного отбора это привело к исчезновению выводного протока экзокринной железы и к превращению ее в железу внутренней секреции, а телергона — в гормон. Английский эндокринолог Э. Баррингтон считает возможным образование аденогипофиза у предков позвоночных из экзокринной железы именно таким путем.

ПРИВЛЕКАЮЩИЕ ПОЛОВЫЕ ЗАПАХИ — ЭПАГОНЫ

Пахучие вещества, служащие для привлечения особей своего вида, главным образом, половозрелых особей противоположного пола, называются эпагонами. Образование таких веществ очень широко распространено в животном мире. Они вырабатываются не только обитателями суши, но и многими животными, обитающими в морской и пресной воде, а также некоторыми экто- и эндопаразитами. Выведение эпагонов в окружающую воду значительно облегчает встречу самцов и самок у водных животных и имеет особенно важное биологическое значение для тех видов, которые представлены сравнительно небольшим числом особей, иногда живущих на довольно большом расстоянии друг от друга. Самцам эндопаразитов эпагоны могут сильно облегчать нахождение самок своего вида в организме хозяина.

Самки веслоногого рачка Labidocera aestiva выделяют в окружающую воду вещество, привлекающее самцов. Выработка аналогичных веществ установлена у самок креветок (Leander serratus и L. squilla). Самцов краба Carcinus maenas привлекают только недавно перелинявшие самки. Если обтереть такую самку салфеткой, а затем бросить эту салфетку в воду, то она привлекает самцов краба сильнее, чем обтертая ею самка.

Эпагоны вырабатываются многими насекомыми: бабочками, перепончатокрылыми, жуками, тараканами, тер-

митами, клопами и представителями других отрядов. Особенно хорошо изучены в этом отношении бабочки. Самцы бабочек могут воспринимать запах пахучего вещества самки на очень большом расстоянии даже через толстый слой почвы или древесины.

Энтомологам хорошо известно, что туда, где из куколок выводятся самки бабочек определенного вида, прилетает сравнительно большое количество самцов того же вида, даже если он редок в данной местности. Описан случай, когда за одну ночь возле единственной самки большого ночного павлиньего глаза (Saturnia pyri) было собрано 125 самцов, которые после закрытия окна пробирались в комнату через дымоход старой печки. Если самка бабочки содержалась в деревянной коробке или в стеклянном сосуде, то эта коробка или сосуд продолжали привлекать самцов еще в течение некоторого времени после удаления самки.

Пахучие органы самок бабочек расположены на заднем конце брюшка между восьмым и девятым сегментами. У некоторых видов они могут выворачиваться наружу. Неоплодотворенные самки бабочек ритмически вытягивают и втягивают вершину брюшка, выворачивают наружу и втягивают внутрь пахучие железы, благодаря чему вырабатываемое ими вещество испаряется не непрерывно, а периодически. Возможно, что прерывистое испарение препятствует «привыканию» (адаптации) обонятельных органов самца к этому пахучему веществу. После оплодотворения самка перестает вырабатывать пахучий секрет. Как известно, у насекомых обонятельные рецепторы расположены на антеннах. От антенн самца удается отводить и регистрировать биотоки, возникающие при действии эпагона самки. После удаления антенн самцы перестают реагировать на эпагоны.

Чаще всего пахучие органы самок бабочек представляют собой железистые поля различной формы. У совки-капюшонницы (Cuculia verbasci) они образуют почти сплошное кольцо в складке между восьмым и девятым сегментами брюшка. Вывернутая наружу, эта складка имеет вид кольцевого валика (рис. 1). У малого павлиньего глаза (Saturnia pavonia) железистое поле находится только в брюшной (вентральной) части складки, образующей непарный выворачивающийся мешок. Пахучие железы некоторых шелкопрядов расположены в спинной (дорзальной) части складки и представлены двумя сравнительно

крупными мешками, каждый из которых содержит железистое поле. У других шелкопрядов, совок и некоторых дневных бабочек пахучие органы имеют вид двух довольно длинных извитых трубок.

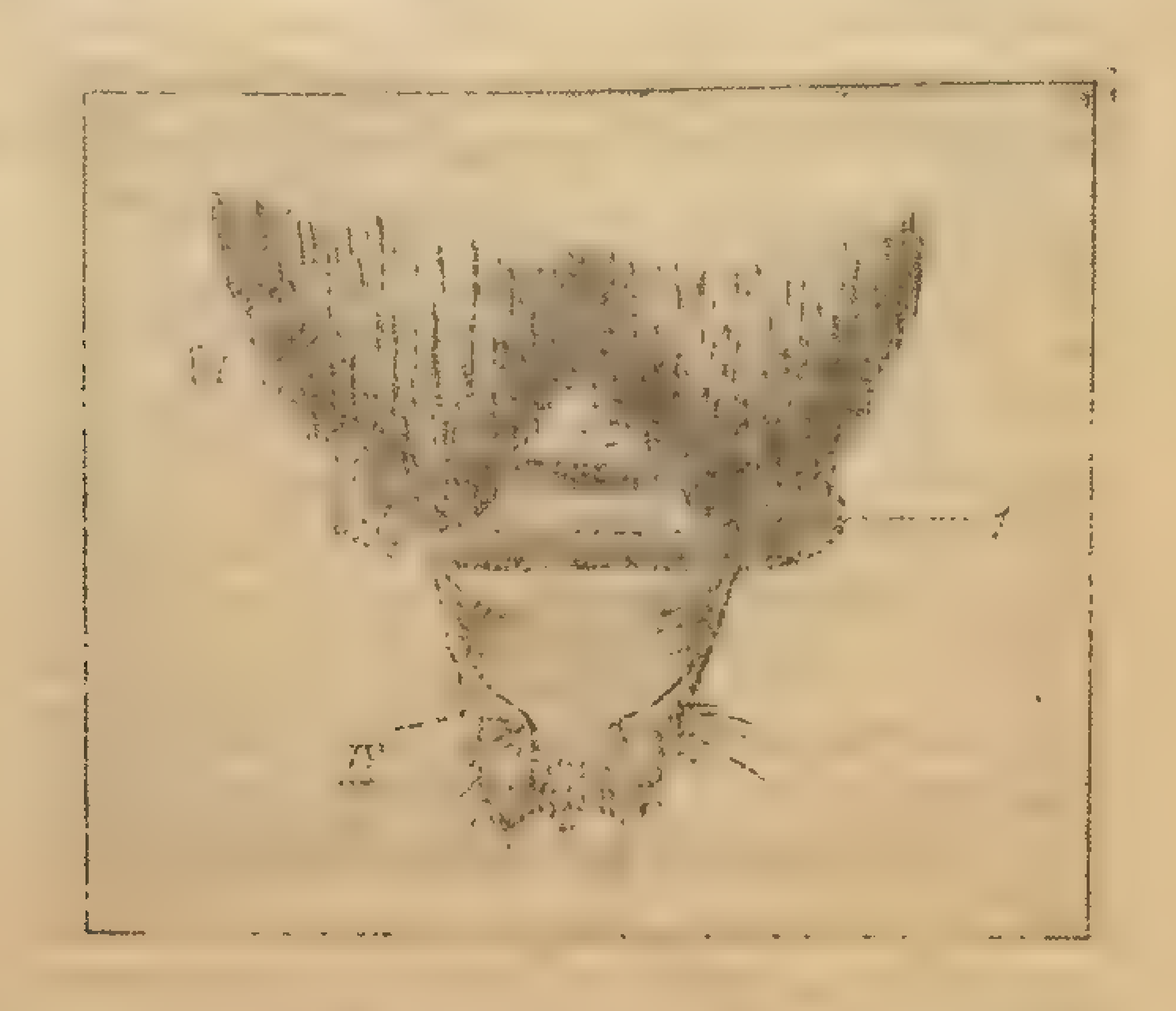


Рис. 1. Вершина брюшка самки совки-капюшонницы с дорзальной стороны (по Урбану)

Римскими цифрами обозначены порядковые номера сегментов брюшка; *1* — складка с пахучими железами, вывернутыми наружу

У самок лимонницы (Gonopteryx rhamni) и многих других бабочек в складке между восьмым и девятым сегментами брюшка расположены группы одноклеточных пахучих желез, выводные протоки которых оканчиваются у основания чешуйковидно расширенных волосков. Внутри каждого такого волоска имеется сложная система полостей, открывающихся наружу порами, через которые испаряется эпагон. Чешуйковидные волоски образуют пучки, в состоянии покоя лежащие в глубине межсегментной складки. При растягивании вершины брюшка самка лимонницы выворачивает эту складку наружу, и пучки чешуйковидных волосков расходятся веером во все стороны (рис. 2).

В большинстве случаев самцов бабочек привлекают эпагоны самки только своего вида. Это важный фактор, препятствующий скрещиванию между разными видами

бабочек. Однако у огневок не наблюдается такой узкой специфичности. Самцов амбарной огневки (Plodia interpunctella) кроме запаха самок своего вида привлекают также запахи самок шоколадной, мельничной и большой

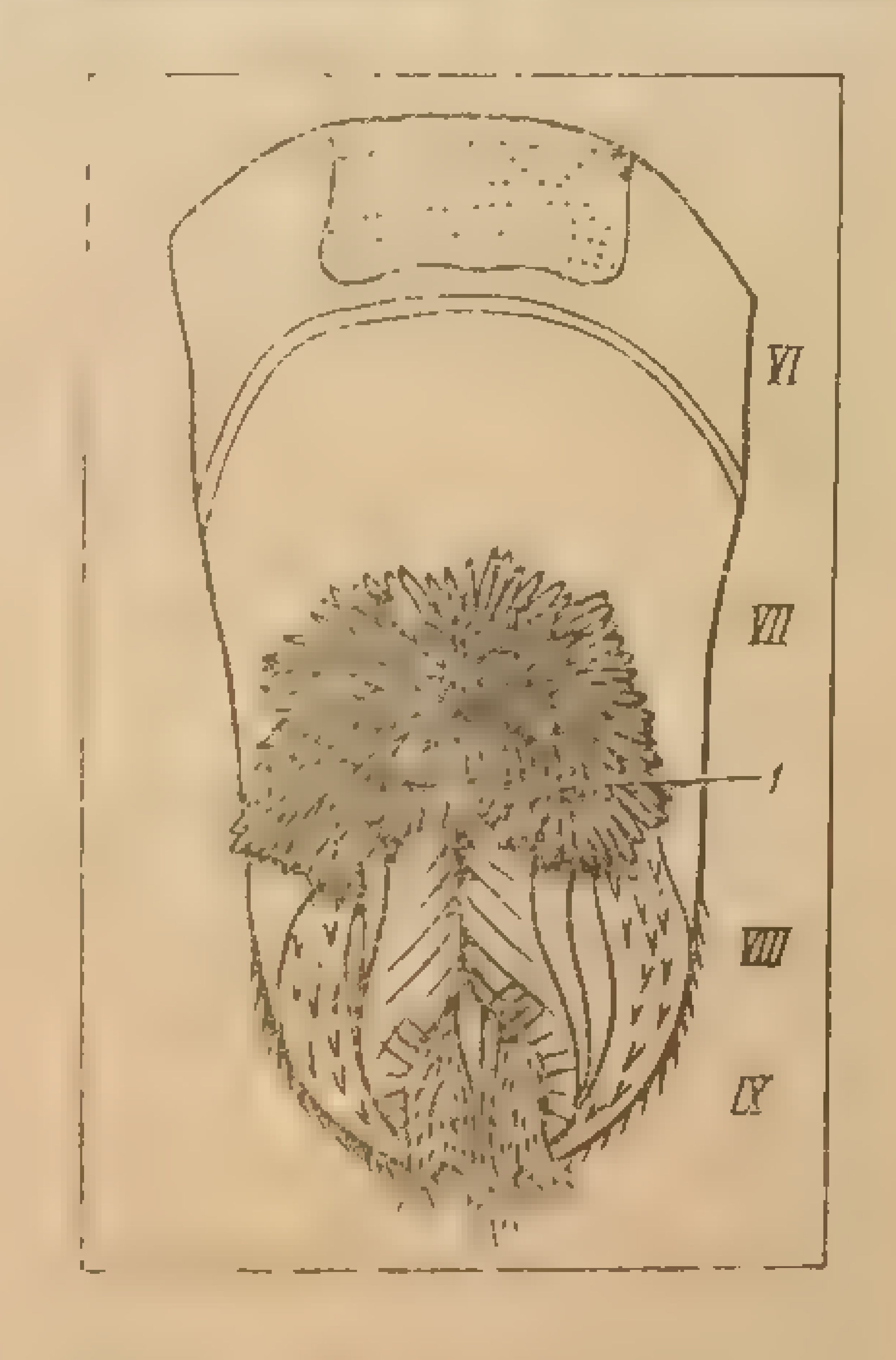


Рис. 2. Вершина брюшка самки лимонницы с вентральной стороны (по Фрейлингу)

Римскими цифрами обозначены порядковые номера сегментов брюшка; *1* — расправленный пучок пахучих чешуйковидных волосков

пчелиной огневок (Ephestia elutella, E. kühniella и Galleria mellonella). Для объяснения этого явления немецкий энтомолог К. Гёрниц[13] высказал предположение, что самки близких видов бабочек могут вырабатывать одно пахучее вещество, запах которого благодаря примесям небольших количеств других веществ обнаруживает небольшие различия у каждого вида. Гёрниц предположил также, что секрет пахучих желез может представлять собой смесь нескольких пахучих веществ, неодинаковые количественные соотношения которых определяют специфичные для каждого вида особенности привлекающего запаха. Возможно, однако, что самцы разных видов бабочек просто обладают неодинаковой чувствительностью к «чужим» эпагонам.

Запах самки привлекает самцов нередко с далекого расстояния, причем сильные посторонние запахи не препятствуют его привлекающему действию. Эпагон самки бабочки монашенки (Porthetria monacha) воспринимается самцами на расстоянии 200—300 м, айлантовой сатурнии (Phylosamia cynthia) — 2,4 км, непарного шелкопряда (Porthetria dispar) — 3,8 км, большого ночного павлиньего глаза — 8 км.

Описаны результаты следующего интересного опыта. Меченых самцов бабочки-глазчатки (Actias selene) выпускали через окно движущегося поезда на разных расстояниях от места, где в клетке, покрытой марлей, находилась самка этого вида. С расстояния 4,1 км к этой самке прилетело 40%, а с расстояния 11 км — 26% выпущенных самцов.

Для того чтобы выделить эпагоны бабочек в чистом виде и установить их химическую природу, были предприняты тщательные и трудоемкие исследования. В результате многолетних работ немецкому биохимику А. Бутенандту удалось выяснить химическую структуру эпагона тутового шелкопряда, а американским ученым М. Джекобсону, М. Бероса и В. Джонсу — строение эпагона непарного шелкопряда. Эти работы установили методы получения и изучения эпагонов насекомых и некоторые общие закономерности строения веществ, обладающих сходным биологическим действием.

Тутовый шелкопряд (Bombyx mori) оказался особенно удобным объектом для изучения эпагонов. У самок этого вида пахучие железы имеют вид двух сравнительно крупных желтоватых мешков, расположенных между восьмым и девятым сегментами брюшка. Каждый мешок содержит железистое поле, клетки которого вырабатывают легко испаряющийся пахучий секрет. Вышедшие из коконов самки ритмически выворачивают наружу и вновь вворачивают обратно свои пахучие железы (рис. 3). Запах их секрета привлекает самцов шелкопряда, которые начинают быстро трепетать крыльями и проделывать характерные вращательные движения тела. Одни исследователи рассматривают быстрое трепетание крыльями как проявление сильного полового возбуждения самца. Однако другие предполагают, что трепетание крыльев создает струю воздуха, к которой примешивается запах телергона самца. Этот запах сигнализирует самке о том, что самец находится поблизости, и стимулирует ее к осуществлению копуляции.

Самки бабочек, у которых удалены пахучие железы, перестают привлекать к себе самцов. Самцы устремляются к вырезанным железам или к кусочкам фильтровальной бумаги, пропитанным их пахучим секретом.

А. Бутенандт с сотрудниками[14] установил, что пахучее вещество из желез тутового шелкопряда, названное

им бомбиколом, легко экстрагируется спиртом, бензолом, хлороформом, ацетоном, петролейным эфиром и другими органическими растворителями (экстракции подвергается отрезанная вершина брюшка вместе с пахучими железами). Биологическая активность экстрактов устанавливается на самцах тутового шелкопряда. За единицу дейст-

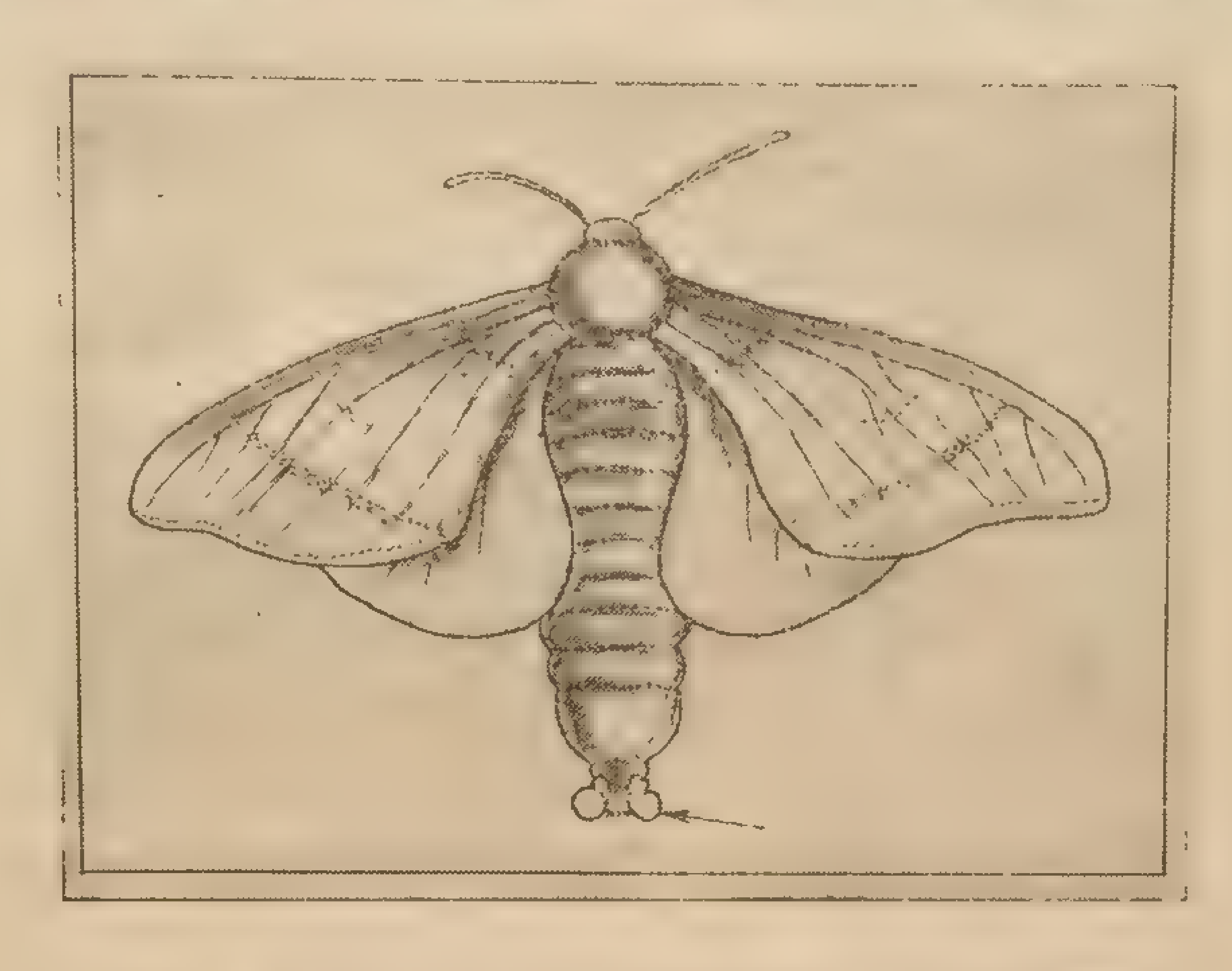


Рис. 3. Самка тутового шелкопряда, вывернувшая пахучие железы (из Шванвича)

вия (1 ед.) бомбикола принимается то минимальное его количество, которое вызывает у половины из 60—80 самцов тутового шелкопряда однообразное трепетание крыльев при поднесении к ним стеклянной палочки, предварительно погруженной на 2 см в раствор бомбикола в петролейном эфире. Вначале из брюшка 313 000 самок было получено 1,6 г спиртового экстракта, содержавшего 1 ед. бомбикола в 0,00001 мг жидкости. При дальнейшей химической обработке этого экстракта удалось получить эфир, содержащий 1 ед. бомбикола в 0,000000001 мг жидкости. В последующих исследованиях из пахучих желез 500 000 самок тутового шелкопряда были выделены 12 мг пахучего вещества в виде его кристаллического эфира с нитро-азобензол-карбоновой кислотой. При омылении этого эфира был получен бомбикол, 1 единица которого содержалась в 10^{-10} мкг вещества. Позже было установлено, что бомбикол активен в дозах 10^{-12} мкг на 1 мл.

Исследования Бутенандта и его сотрудников показали, что бомбикол относится к первичным ненасыщенным алифатическим спиртам. В пахучих железах он содержится в виде эфира или воска, которые подвергаются ферментативному гидролизу, давая легко испаряющийся эпагон. Бутенандт выяснил, что бомбикол представляет собой гексадекадиен-10,12-ол-1:

$$HOH_2C{-}(CH_2)_8{-}\overset{H}{\overset{|}{C}}{=}\underset{\underset{H}{|}}{C}{-}\overset{H}{\overset{|}{C}}{=}\overset{H}{\overset{|}{C}}{-}(CH_2)_2{-}CH_3$$

На самцах шелкопряда было изучено действие большого числа различных алифатических и алициклических спиртов. Некоторые из исследованных соединений вызывали положительную реакцию самцов, однако их действие оказывалось гораздо более слабым, чем действие бомбикола из пахучих желез самок тутового шелкопряда. Более того, Бутенандт получил синтетически четыре стереоизомера бомбикола, но только один из них при биологическом испытании оказался идентичным с естественным бомбиколом. Следовательно, обонятельный анализатор самцов этой бабочки способен различать стереоизомеры пахучих веществ.

Большой практический интерес представляет привлекающее пахучее вещество самок непарного шелкопряда. Эта бабочка — серьезный вредитель лесов и садов. В прошлом веке она была завезена в Северную Америку, где сильно размножилась и стала причинять огромный ущерб. Были испробованы разные биологические и химические методы борьбы, но, несмотря на большие затраты средств, этого вредителя истребить не удалось.

Самка непарного шелкопряда обладает пахучими железами, которые выделяют вещество, привлекающее самцов. После 30 лет напряженной исследовательской работы американскому ученому М. Джекобсону с сотрудниками удалось выделить это вещество в чистом виде и изучить его химические свойства[15]. Из 500 000 самок непарного шелкопряда было выделено 20 мг чистого эпагона, названного гиптолом, который представляет собой d-10-ацетокси-гексадецен-7-ол-1:

$$HOH_2C{-}(CH_2)_5{-}\overset{H}{\overset{|}{C}}{=}\overset{H}{\overset{|}{C}}{-}CH_2{-}\overset{OCOCH_3}{\overset{|}{CH}}{-}(CH_2)_5{-}CH_3$$

Количество гиптола, вырабатываемое одной самкой непарного шелкопряда, приблизительно равно 0,1 мкг. Этого количества достаточно, чтобы привлечь около миллиона самцов. Гиптол испаряется очень медленно. При неподвижном воздухе необходимо 970 дней, чтобы эпагон,

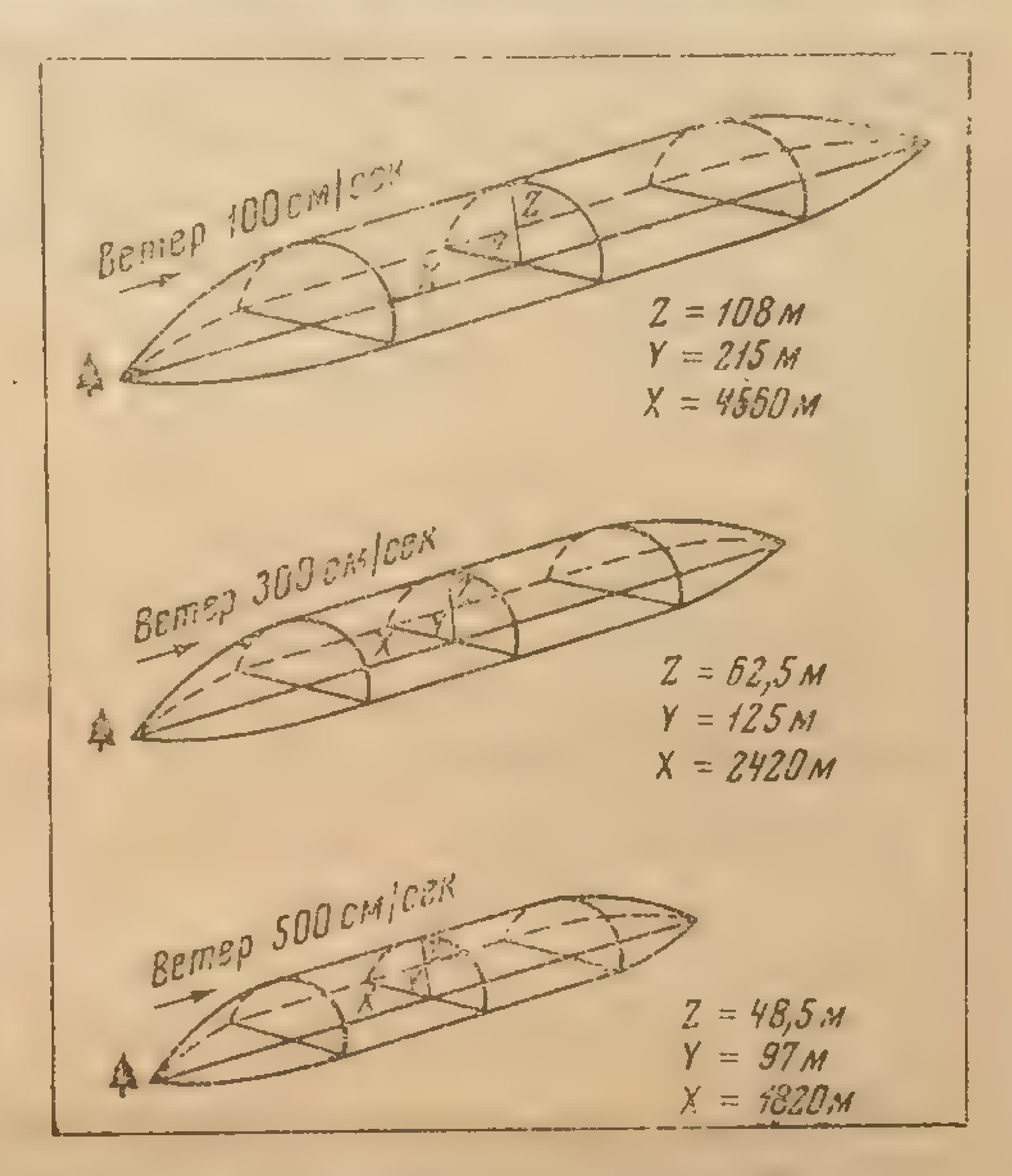


Рис. 4. Пространство, в пределах которого самка непарного шелкопряда привлекает самцов при разной скорости ветра (по Вильсону и Боссерту)

выработанный одной самкой, перестал действовать на рецепторы самцов. Однако в естественных условиях самка перестает выделять эпагон в окружающий воздух сразу же после оплодотворения.

Американские зоологи Э. Вильсон и У. Боссерт[16] рассчитали форму и размеры пространства, в пределах которого эпагон самки может привлекать самцов непарного шелкопряда в природных условиях (рис. 4). При умеренном ветре это пространство имеет форму эллипсоида, продольная ось которого равна нескольким тысячам метров, а поперечная ось — приблизительно 200 м.

В северо-восточной части США для определения степени пораженности местности непарным шелкопрядом в течение ряда лет применяли специальные металлические ловушки с бензоловым экстрактом из последних сегментов брюшка 12—16 самок этого вида, содержащих паху-

чие железы. В самом начале периода размножения этого вредителя такие ловушки подвешивали на деревья через каждые 500 м вдоль опушек лесов и живых изгородей. Попавших в ловушки самцов подсчитывали и уничтожали. Ежегодно применялось около 30 000 таких ловушек.

После установления химического строения гиптола были синтезированы рацемическая и левовращающая формы этого вещества, а также его гомологи с более длинной углеводородной цепью, содержащей 18 или 20 атомов углерода. При их испытании на самцах непарного шелкопряда оказалось, что гомолог гиптола d-12-ацетоксиоктадецен-9-ол-1, названный гиплуром, обладает почти такой же биологической активностью, как естественный гиптол. В лабораторных условиях реакцию самцов вызывают 10^{-12} мкг гиплура в 1 мл растворителя. В полевых условиях самцов привлекают 10^{-5} мкг гиплура.

Производство синтетического гиплура сделало возможной организацию борьбы с непарным шелкопрядом при помощи этого вещества, оказавшегося к тому же дешевым. Сейчас для этой цели применяются бумажные ловушки, имеющие вид цилиндров, окрашенных снаружи в зеленый цвет и смазанных внутри специальным гусеничным клеем. Ловушки укрепляют на деревьях не выше 2 м от поверхности почвы. Каждая ловушка содержит 25 мкг гиплура. Ежегодно в США применяется около 150 000 таких ловушек. Привлеченные в ловушки самцы непарного шелкопряда уничтожаются и большая часть самок остается неоплодотворенной.

Матка медоносной пчелы во время брачного полета привлекает трутней телергоном, вырабатываемым ее мандибулярными железами. Секрет этих желез представляет собой смесь нескольких веществ, среди которых наибольшей активностью обладает транс-децен-2-он-9-овая-1 кислота.

Самки сосновых пилильщиков (Diprion similis) вырабатывают эпагон, обладающий очень сильным привлекающим действием. Наблюдения в полевых условиях показали, что одна самка пилильщика может привлечь свыше 11 000 самцов. Из 30 150 самок этого вида удалось выделить 1,4 мг чистого вещества, 0,004 мкг которого в течение 5 мин. привлекали от 500 до 1000 самцов. Химическую природу этого вещества пока установить не удалось.

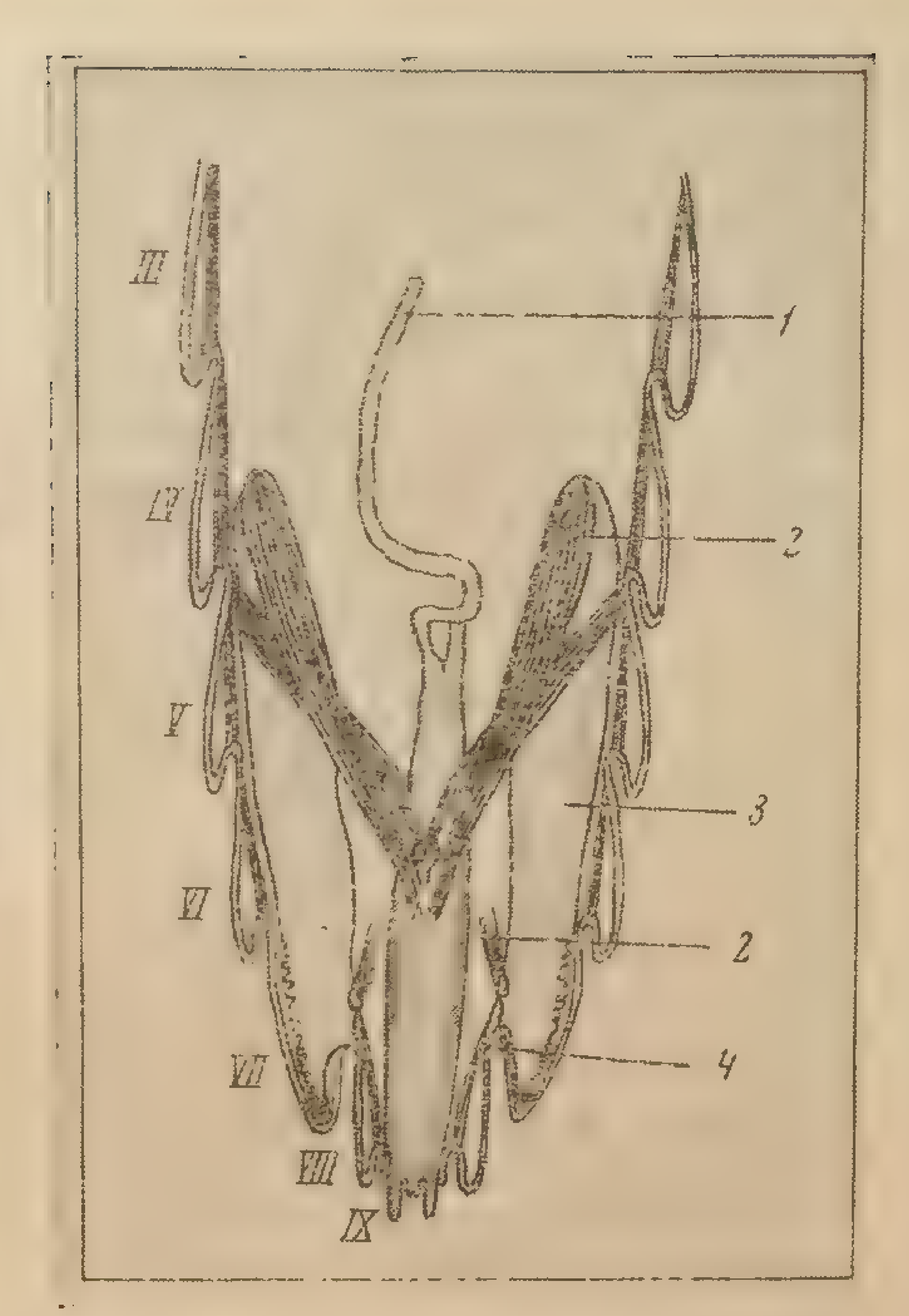


Рис. 5. Пахучие железы самца бабочки Danais plexippus в состоянии покоя (по Иллигу)

1 — семяпровод; *2* — мышцы, вворачивающие внутрь пахучие железы; *3* — пахучая железа; *4* — отверстие пахучей железы

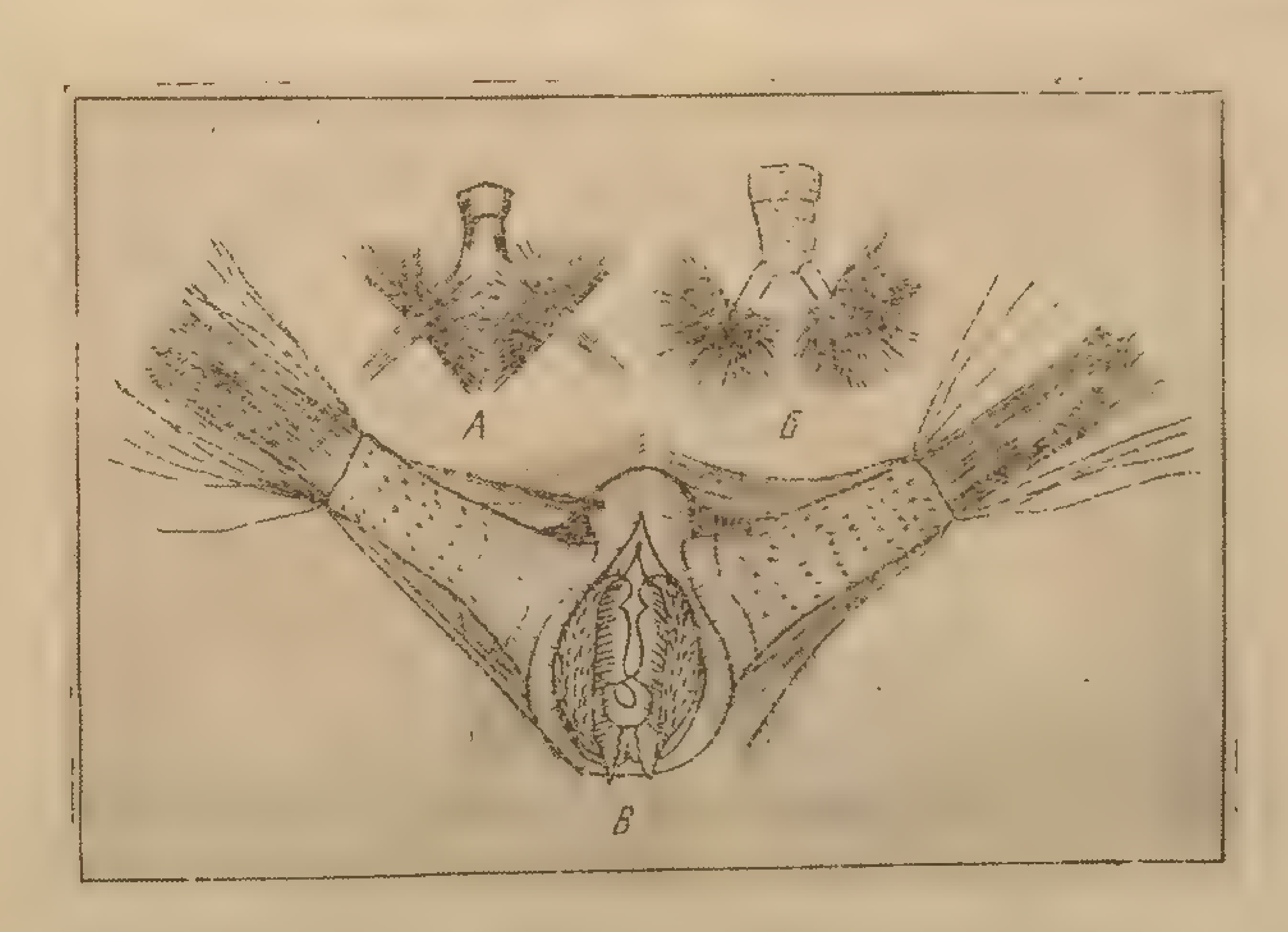


Рис. 6. Пахучие железы самцов бабочек, вывернутые наружу (по Фрейлингу)

А — Euploea asela; *Б* — Danais septentrionalis; *В* — вершина брюшка Euploea asela (вид сзади)

Самки тараканов вырабатывают пахучие вещества, привлекающие самцов, которые под действием этих веществ приходят в состояние полового возбуждения. Для того чтобы выделить эпагон самки американского таракана (Periplaneta americana), около 10 000 самок этого вида держали в течение 9 месяцев в специальном сосуде. Из воздуха, который продували через этот сосуд, удалось извлечь 12,2 мг чистого эпагона. Он представляет собой жидкость желтого цвета — 2,2-диметил-3-изопропилиден-циклопропил-пропионат:

```
H3C           CH3
   \         /
    C=C——C
   /   \ /   \
H3C     C     CH3
       / \
      H   OC—CH2—CH3
          ||
          O
```

Реакцию самцов таракана вызывают 10^{-14} мкг эпагона, т. е. всего 30 молекул этого вещества.

Самки термитов, вылетающие в брачный полет, вырабатывают эпагоны в пахучих железах, расположенных между несколькими последними сегментами брюшка. После кратковременного полета самка термита обламывает себе крылья и немного отодвигает сегменты брюшка друг от друга, чтобы эпагон, выработанный ее пахучими железами, мог действовать на самцов. Один из самцов, также обломавший свои крылья, привлеченный запахом эпагона, начинает бегать за такой самкой. При этом даже очень сильные посторонние запахи не сбивают его с пути. Если отрезать у самки термита вершину брюшка и насадить ее на небольшую палочку, то самец бегает за этой палочкой повсюду, куда бы ее не передвигали. Иногда бывает достаточно провести стеклянной палочкой несколько раз по брюшку самки термита, чтобы самцы начали бы бегать за такой палочкой.

У самцов бабочек пахучие железы, вырабатывающие эпагоны, в большинстве случаев расположены в различных частях брюшка. Их строение весьма разнообразно. Железы самцов семейства Danaidae представляют собой два объемистых трубчатых мешка, нередко простирающихся кпереди до четвертого сегмента брюшка и открывающихся наружу в складке между седьмым и восьмым

сегментами (рис. 5). Внутренняя поверхность этих мешков покрыта длинными волосками, к основанию которых подходят протоки железистых клеток. Каждый волосок содержит канальцы или полости, открывающиеся наружу порами. Трубчатые мешки могут выворачиваться наружу наподобие пальцев перчатки. Тогда они приобретают



Рис. 7. Задняя нога самца бабочки Syrichthus malvae (по Иллигу)

1 — голень; 2 — пучок волосков, служащих для испарения пахучего секрета

вид цилиндрических отростков, отходящих под определенным углом от брюшка. Находящиеся на их поверхности длинные волоски расправляются, образуя характерные пучки или кисточки, способствующие испарению пахучего секрета (рис. 6). Обратное вворачивание желез происходит благодаря сокращению специальных мышц. У вершины брюшка открываются также пахучие железы многих нимфалид (Nymphalidae) и медведиц (Arctiidae).

Пахучие железы самцов некоторых других бабочек находятся в передней части брюшка. У бражников (Sphingidae) они расположены в области плевральной складки между тергитами (спинными полукольцами) и стернитами (брюшными полукольцами) первых двух сегментов брюшка. Обычно на втором сегменте имеется железистое поле, а на первом сегменте — пучок длинных волосков. Плевральная складка, содержащая пахучие железы, может выворачиваться наружу. При этом пучок волосков

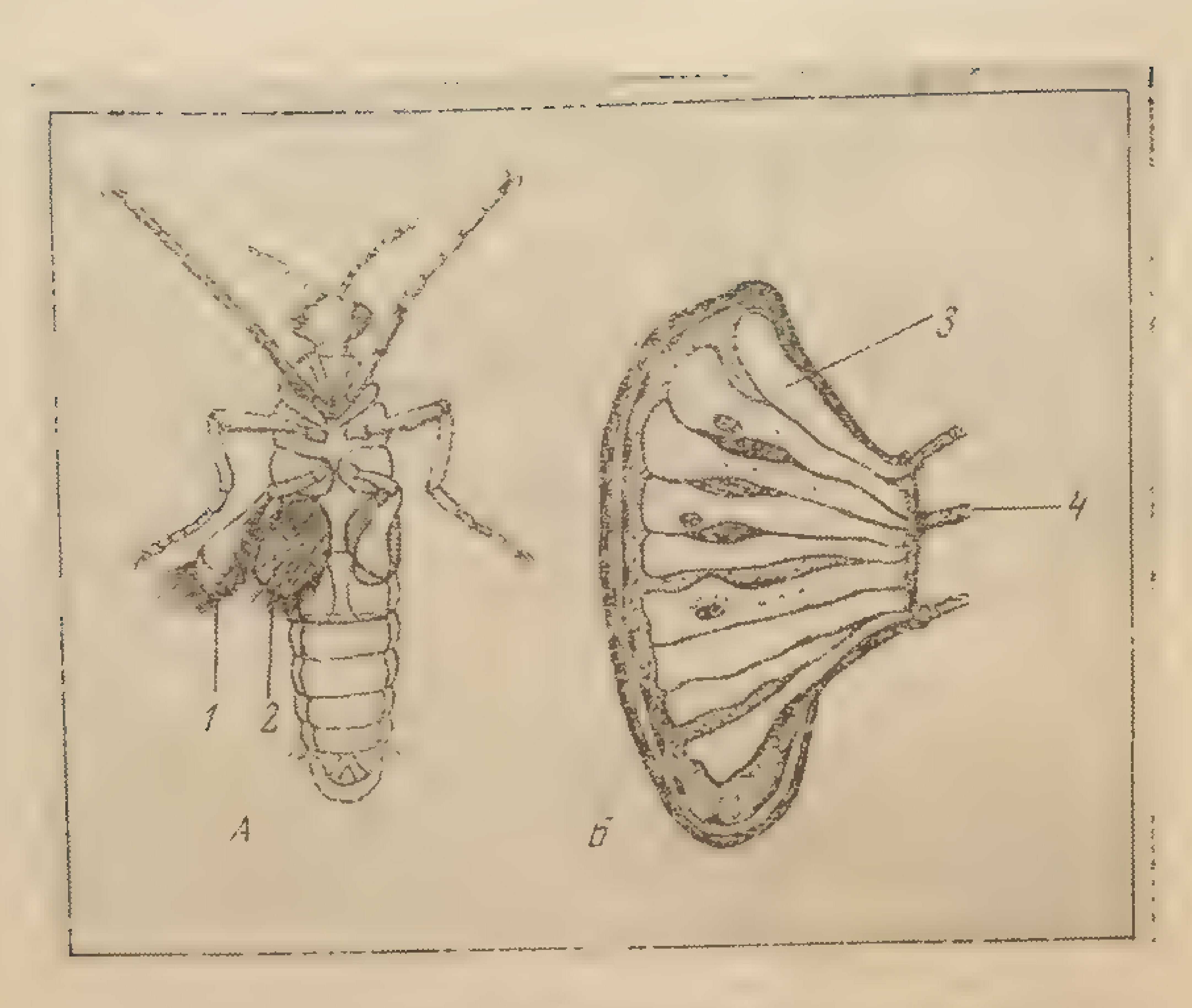


Рис. 8. Самец тонкопряда Hepialus hecta

А — вид с нижней стороны (из Мейзенгеймера); *Б* — поперечный разрез через заднюю голень (из Шванвича); *1* — задняя голень; *2* — сумка на первом сегменте брюшка, служащая для вкладывания задней голени; *3* — железистая клетка; *4* — чешуевидный волосок

смачивается пахучим секретом и постепенно испаряет его. Иногда пахучие органы самцов расположены на ногах и состоят из групп одноклеточных желез, протоки которых открываются у основания пучков длинных волосков. В состоянии покоя эти волоски вложены в хитиновый желобок, а при выведении пахучего секрета расходятся веером в разные стороны. У самцов толстоголовок (Hesperidae) и совок (Noctuidae) такие органы находятся на голенях задних ног (рис. 7). У самцов некоторых тонкопрядов (Hepialidae) задние голени сильно утолщены, а задние лапки рудиментарны (рис. 8). Голени содержат многочисленные железистые клетки, протоки которых открываются у основания чешуевидных волосков. В состоянии покоя задние голени таких самцов вложены в особые сумки на первом стерните брюшка, что предотвращает несвоевременное испарение пахучего секрета, а во время «брачных игр» широко растопырены.

Видоизмененные волоски или чешуйки на брюшке, ногах или крыльях самцов бабочек, служащие для впиты-

вания и испарения пахучих секретов, называются андрокониями (рис. 9). Они сильно отличаются по форме, размерам и окраске от обычных волосков и чешуек. Основание андрокония связано с одной или двумя железистыми клетками, вырабатывающими пахучий секрет. Внутрен-

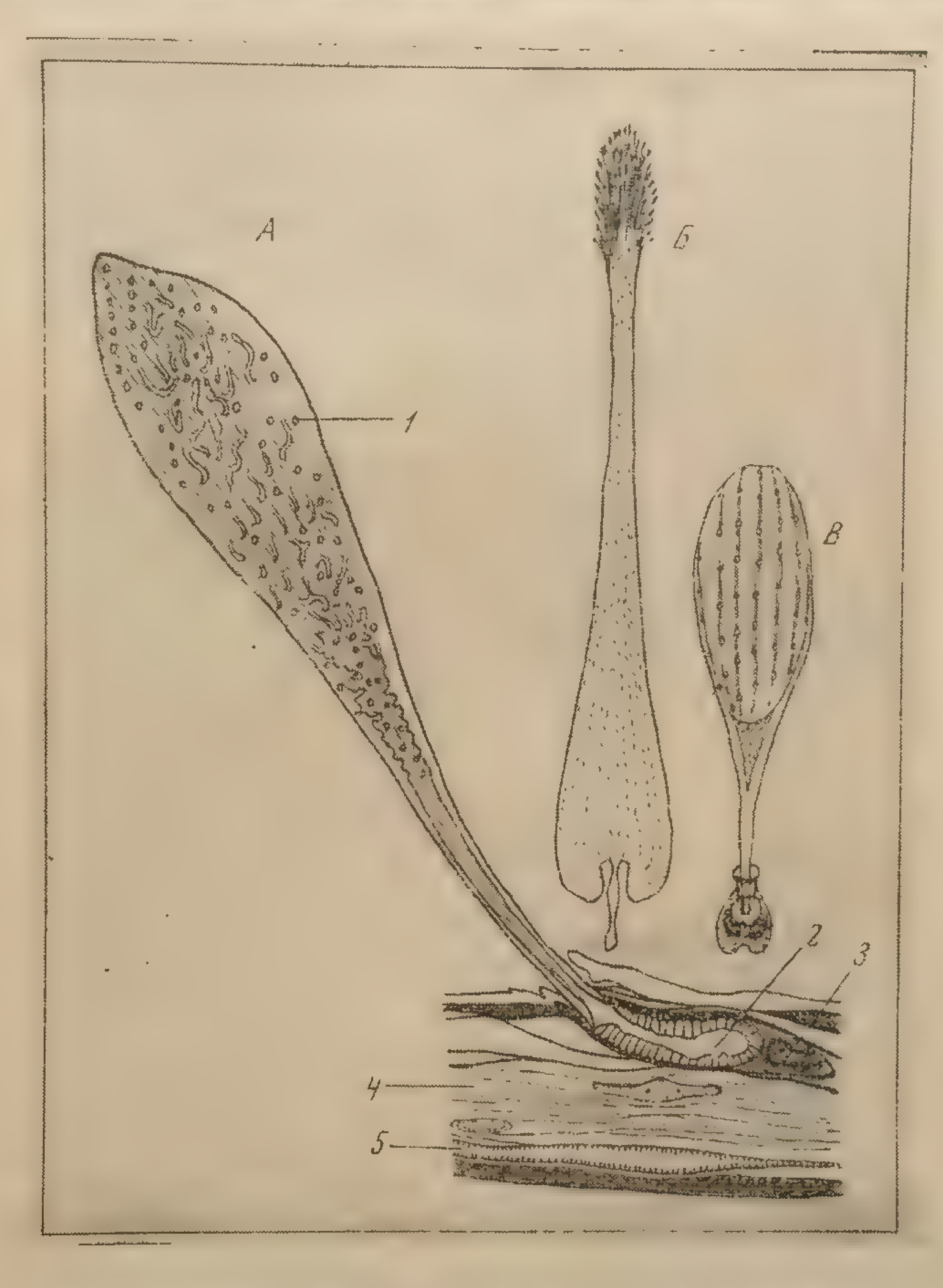


Рис. 9. Андроконии самцов бабочек (из Мейзенгеймера)

А — Aciptilia pentadactyla (разрез через андроконий на жилке крыла); *Б* — Pieris napi; *В* — Lycaena icarus; *1* — наружная пора; *2* — резервуар пахучей железы; *3* — ядро железистой клетки; *4* — нерв; *5* — трахея жилки крыла

няя часть андроконня имеет губчатое строение благодаря наличию разнообразных полостей и канальцев, открывающихся наружу обычно многочисленными порами, расположенными продольными рядами. Андроконии некоторых видов бабочек имеют только одну пору.

На крыльях андроконии либо равномерно разбросаны почти по всей их поверхности, либо концентрируются на определенных участках, образуя хорошо ограниченные «душистые пятна». У многих бабочек такие пятна резко выделяются на окружающем фоне поверхности крыла.

Запах пахучих секретов самцов многих бабочек хорошо воспринимается обонянием человека. В большинстве случаев он напоминает запах цветов или плодов. Самцы капустницы (Pieris brassicae) пахнут красной геранью, репницы (P. rapae) — резедой, брюквенницы (P. napi) — цветами лимона, бархатницы (Satyrus semele) — шоколадом, тонкопряда (Hepialus hecta) — земляникой. Химическая природа пахучих вещест самцов бабочек пока не установлена.

Запах пахучих секретов самцов у одних бабочек только привлекает самок (например, у тонкопрядов), у других же — возбуждает их и вызывает половые рефлексы. Во время «брачных игр» самки Danais, привлеченные эпагоном, летят с развернутым хоботком сзади самцов. Когда самец садится на какое-либо растение, то самка прилетает туда же в поисках источника привлекающего запаха. Она продолжает искать его и после начала копуляции. Возможно, что биологическое значение андроконнев на крыльях самцов бабочек состоит в поддержании возбуждения самки запахом эпагона во время спаривания, когда железы брюшка не могут выделять свой пахучий секрет.

В пахучих железах самца тропического водяного клопа Lethocerus indicus образуется эпагон с запахом корицы, представляющий собой транс-гексен-2-ил-1-ацетат:

$$CH_3—CO—O—CH_2—CH{=}CH—CH_2—CH_2—CH_3.$$

Самцы пауков (крестовика Araneus umbraticus и Nephila madagascariensis) отличают половозрелых самок от неполовозрелых по их запаху, причем хитиновые покровы (экзувии), сброшенные самками при линьке созревания, действуют на самцов возбуждающе и вызывают у них половые рефлексы.

Среди пресмыкающихся эпагоны вырабатываются у змей и крокодилов. В клоаку змей открывается пара анальных мешков, содержимое которых обладает сильным запахом, привлекающим особей другого пола. У крокодилов в период спаривания, кроме анальных желез, начинают функционировать также челюстные железы, протоки которых открываются наружу на нижней поверхности головы около углов рта (рис. 10). Они вырабатывают

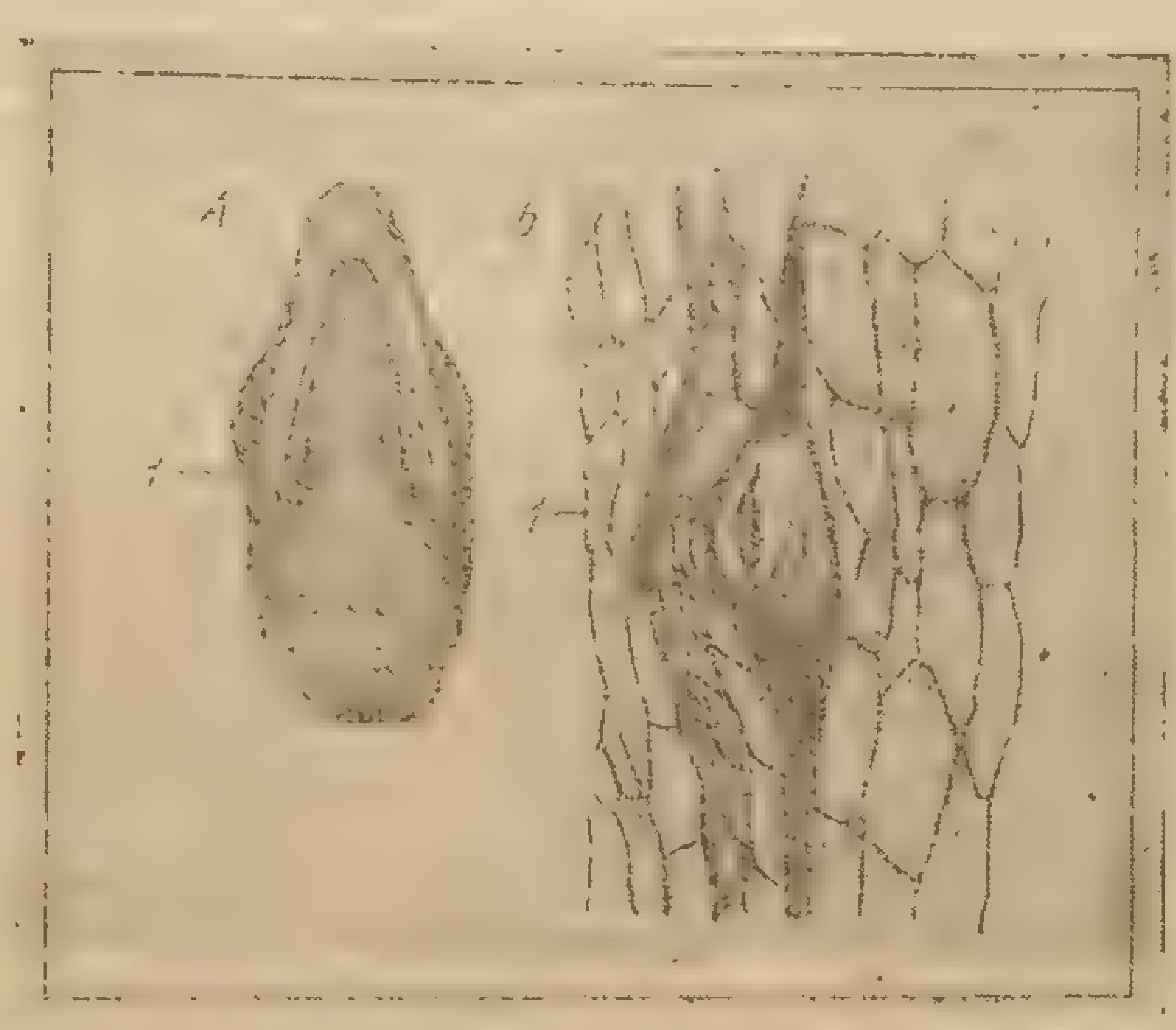


Рис. 10. Расположение отверстий челюстных пахучих желез мадагаскарского крокодила (по Фельцкову)

А — нижняя поверхность головы молодого крокодила; *Б* — часть нижней поверхности головы взрослого крокодила с пахучей железой, немного выступающей из щелевидного отверстия

секрет с мускусным запахом. У аллигаторов пахучей основой этого секрета является иакарол, состоящий из 2, 6-диметил-гептен-2-ола-7 и цитропеллола.

У млекопитающих образование пахучих веществ, привлекающих и возбуждающих особей противоположного пола,— весьма распространенное явление. Местом их выработки служат различные железы кожи. Чаще всего такие железы располагаются в области наружных половых органов или в непосредственном соседстве с ними, но могут встречаться и на различных других участках тела.

Обычно кожные железы млекопитающих делят на клубочковые (трубчатые) и сальные. В свою очередь, клубочковые железы подразделяют на эккриновые (потовые) и апокриновые (пахучие), а сальные — на простые и модифицированные. «Пахучие органы» представляют собой большие группы кожных желез, которые могут состоять только из пахучих клубочковых или из сальных желез, хотя в большинстве случаев в их состав входят железы обоих типов.

У каждого вида млекопитающих пахучие железы расположены на определенных участках тела. По их расположению различают головные, туловищные, генитальные (в области половых органов), перинеальные (в области промежности), анальные, хвостовые и интердигитальные (межпальцевые) железы. Головные железы подразделяют

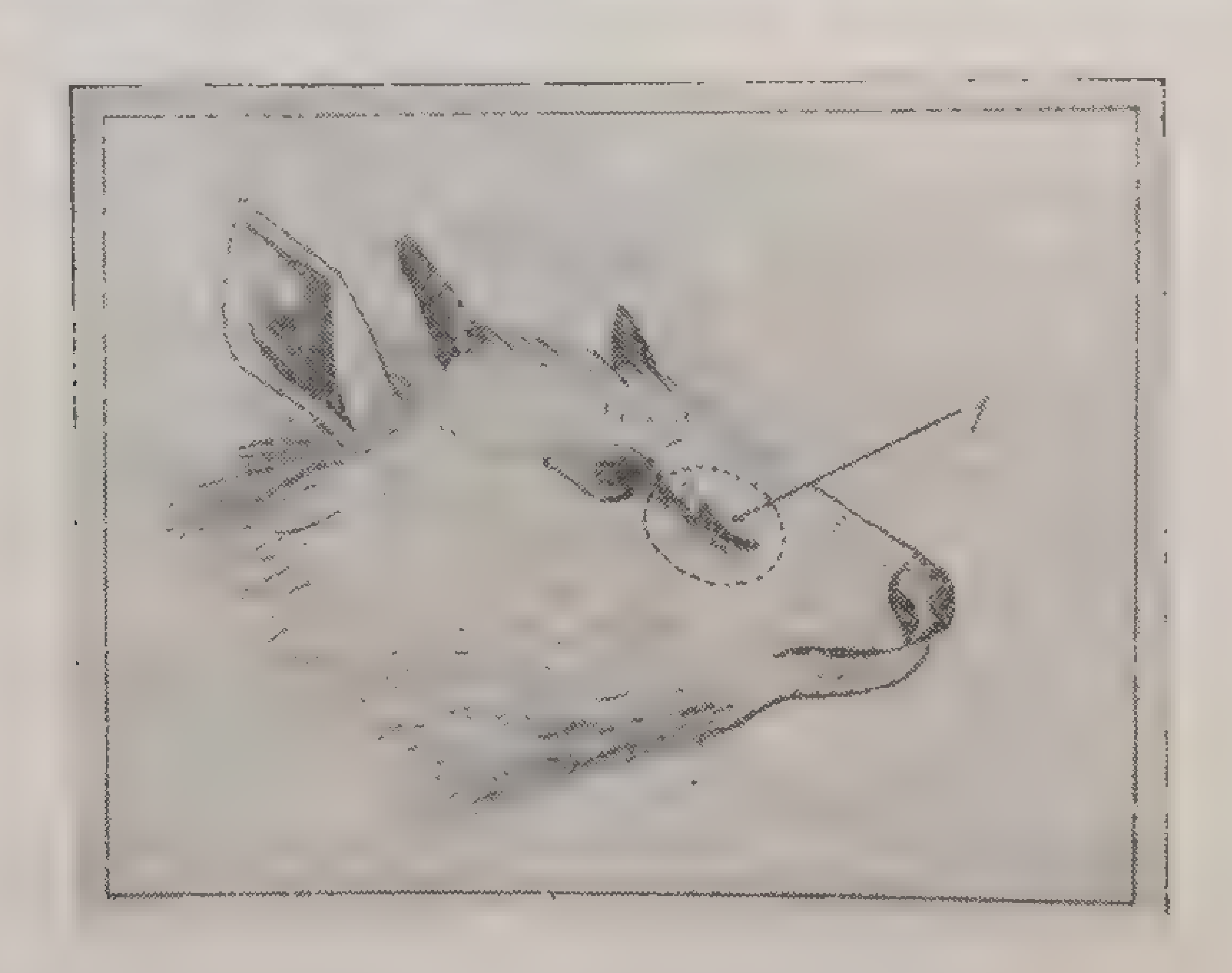


Рис. 11. Голова самца четырехрогой антилопы (по Пококу)

1 — отверстие протока преорбитальной пахучей железы (границы железы показаны пунктирной линией)

на преорбитальные — кпереди от внутреннего края глаза (рис. 11), расположенные обычно в углублении кожи над соответствующей ямкой слезной кости (олени, антилопы); супраорбитальные — над глазницей (мунтжак); височные — между глазом и ухом (индийский слон); мак-

силлярные (рис. 12) — ниже глазницы (некоторые антилопы) и интермандибулярные — кпереди от вибрисс — толстых волос на морде (хищные). Имеются пахучие железы, располагающиеся позади рогов (козы, серны), на шее (верблюды), в подмышечных впадинах (шимпанзе,

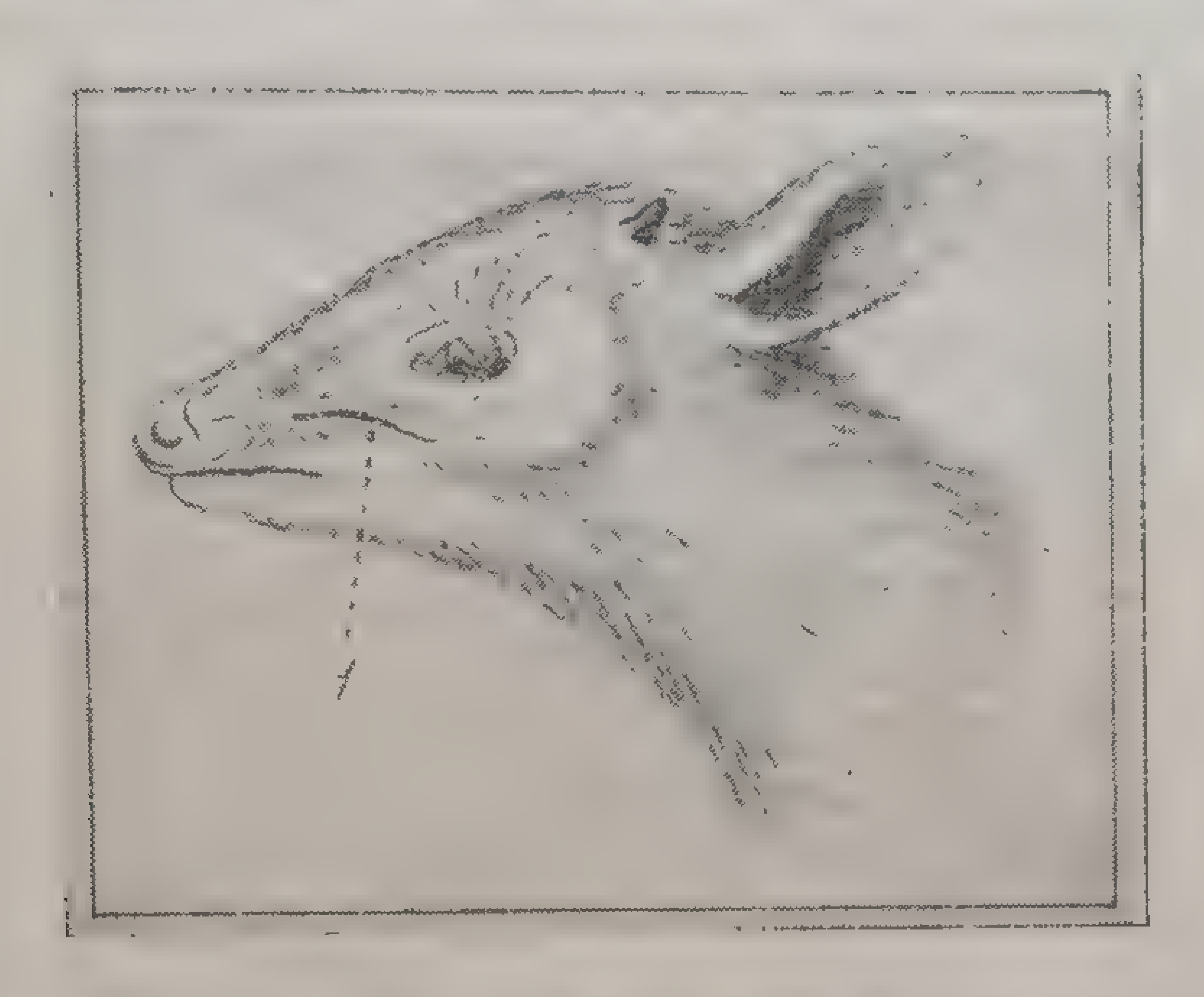


Рис. 12. Голова молодой антилопы Antilope maxwelli (по Веберу)

1 — отверстие максиллярной железы

горилла), на спине (даманы), у основания хвоста (лисица), на подошвах (соболь) и т. д. Однако пахучие вещества, вырабатываемые многими из этих желез, служат не для привлечения особей другого пола, а для иных целей, о чем будет сказано ниже.

У некоторых млекопитающих хорошо развитые пахучие железы имеются только у самцов. Так, например, самец утконоса характеризуется так называемой шпорной железой, расположенной в области бедра. Выводной проток этой железы тянется кзади и открывается у вершины особой шпоры.

У самцов обезьян уистити множество пахучих желез содержится в коже мошонки. У самца кабарги (Moschus moschiferus) непосредственно кпереди от складки препуция (крайней плоти) находится мускусный мешок, содержащий мускус, запах которого воспринимается самками на расстоянии около 2 км. У самцов летучих мышей

разных видов пахучие железы могут располагаться в разных местах: на лбу (Phyllorhina), между ветвями нижней челюсти (Taphozous), на шее (Pteropus), на груди (Cheiromeles, Ametrida), в области плеч (Epomophorus), на нижней стороне летательной перепонки около локтевого сустава (Saccopteryx) или в стенках особой кожной сумки позади корня полового члена (Noctilio).

Если железы, вырабатывающие пахучие вещества, имеются у половозрелых особей обоих полов, то, как правило, они развиты у самцов млекопитающих гораздо сильнее, чем у самок. Вероятно, у разных полов эти железы отличаются не только по степени своего развития, но и химическим составом вырабатываемого ими пахучего секрета.

Пахучие вещества самок млекопитающих, привлекающие и возбуждающие самцов, обычно вырабатываются только во время течки. В остальные фазы полового цикла запах самок не привлекает самцов и не стимулирует их к спариванию (исключения в этом отношении представляют многие приматы, у которых, однако, роль обонятельных раздражителей в половой жизни неизмеримо меньше, чем у большинства остальных млекопитающих).

По-видимому, характерный запах самки, привлекающий самцов, зависит не только от придаточных желез полового аппарата, но и от секретов других пахучих желез, расположенных в области наружных половых органов и в иных местах тела.

Секрет пахучих желез млекопитающих представляет собой мазеподобную массу, обладающую сильным запахом и иногда окрашенную в определенный цвет. Как правило, он является смешанным продуктом, мазеподобная основа которого вырабатывается сальными, а биологически активные вещества — пахучими железами. Часто секрет содержит смесь из нескольких пахучих веществ, составляющих по весу лишь небольшой процент его общей массы.

Типичным примером эпагона млекопитающих может служить мускус — красно-бурое вещество со специфическим запахом.

Мускус представляет собой довольно сложный продукт, 0,5—2% которого составляет его пахучая основа — мускон (метилциклопентадеканон):

мускон

Близки к мускону по химическому строению и сходны с ним по запаху пахучее вещество ондатры (Ondathra zibethica) — экзальтон (циклопентадеканон):

экзальтон

и пахучее вещество индийской виверры (Viverra zibetha) — цибетон (циклогептадецен-9-он):

цибетон

Мускусом пахнут также эпагоны выхухоли, пальмовых куниц (Paradoxurus hermaphroditus), мускусного пекари (Tayassu pecari), летучих мышей (Noctilio), обезьяны уистити (Callithrix jacchus), мускусной утки (Cairina moschata) и некоторых крокодилов. Очевидно, химическая природа этих эпагонов значительно отличается от мускона, экзальтона и цибетона, несмотря на сходство запаха.

Вещества, которые у животных с внутренним оплодотворением служат для сближения особей разного пола, А. Бете называл «вторичными гамонами», стремясь подчеркнуть этим названием их аналогию с «первичными гамонами» яйца, привлекающими сперматозоиды. Однако для проведения подобной аналогии между гамонами и указанными пахучими веществами нет никаких оснований. Гамоны вырабатываются половыми клетками и действуют непосредственно на другие половые клетки. Одни гамоны действуют хемотактически, т. е. привлекают половые клетки другого пола для копуляции. Для них было предложено название «сиренины»[17]. Другие вызывают агглютинацию гамет, на которой основано проникновение сперматозоидов в яйцо. Их действие носит в основном ферментативный характер. Между тем пахучие вещества, служащие для сближения особей разного пола, подобно

другим телергонам, вырабатываются специальными экзокринными железами и являются раздражителями дистантных хеморецепторов. Поэтому термин «вторичные гамоны» по существу неправилен и может только внести путаницу в классификацию биологически активных веществ.

ПАХУЧИЕ СЛЕДЫ И МЕТКИ — ОДМИХНИОНЫ

Одмихнионами называются такие пахучие вещества, которые животные наносят на почву или окружающие предметы и используют в качестве ориентиров на территории при добывании пищи и других видах активной деятельности. Одмихнионы служат также пахучими метками, указывающими на занятость данной территории определенной особью или семьей.

Особенно важное значение имеют одмихнионы у общественных насекомых. С их помощью создаются пахучие следы от гнезда к источникам пищи. От них зависит специфический запах каждого термитника, муравейника или пчелиного улья.

Ползающие термиты оставляют пахучие следы, помогающие им находить дорогу от гнезда к источникам древесины. Обычно одмихнионы термитов вырабатываются специальными железами, выводные протоки которых открываются на четвертом стерните брюшка. Эфирный экстракт из этих желез оказывает на термитов такое же действие, как пахучие следы, нанесенные их собратьями. Запах пахучего секрета специфичен для каждого вида. У термитов Zootermopsis nevadensis и Nasutitermes cornigera одмихнионы образуются железами пятого сегмента брюшка и накапливаются в специальном резервуаре между четвертым и пятым стернитами, откуда попадают на поверхность почвы или различных предметов, по которым ползает термит.

Большинство муравьев с помощью одмихнионов оставляет пахучие следы вдоль «муравьиных дорог». Они наносят эти вещества на поверхность почвы, прикасаясь к ней время от времени брюшком или кончиком жала. Пахучие

следы легко удается наблюдать у многих муравьев (Lasius, Solenopsis, Crematogaster, Pheidole, Monomorium, Myrmica и др.). Запахи одмихнионов обладают узкой видовой специфичностью и различаются даже у близких видов. Муравьи следуют по пахучим следам только своего вида, не сворачивая на следы других видов муравьев, которые многократно перекрещиваются с их следами.

Если на длинных дорогах, по которым движутся указанные муравьи, на небольшом расстоянии уничтожить пахучий след, то среди них наступает замешательство и движение на этом участке застопоривается. Только когда единичные муравьи перебегут это пространство и нанесут на него новые пахучие следы, нормальное движение на дороге восстанавливается.

Следы многих видов муравьев только стимулируют рабочих особей следовать вдоль них, не давая другой дополнительной информации. Однако некоторые виды муравьев наносят свои следы в виде полос или пятен, имеющих ясную форму, которая дает муравьям возможность определять направление, в котором эти следы были проложены.

У огненного муравья (Solenopsis saevissima) одмихнион вырабатывается железой Дюфура и наносится на почву прерывистыми прикосновениями конца выдвинутого жала, подобно тому, как писчее перо наносит чернила на бумагу (рис. 13). Если рабочий муравей встречает на своем пути такой пахучий след, то он начинает ползти вдоль него в сторону усиления запаха. Пахучий след, нанесенный одним огненным муравьем, довольно быстро испаряется и перестает восприниматься другими рабочими муравьями в среднем через 104 сек. (рис. 14). За это время муравей успевает проползти около 40 см. По-видимому, это максимальное расстояние, на котором разные особи огненного муравья могут общаться между собой с помощью одмихниона [18].

Интенсивность пахучего следа, проложенного муравьями, может служить показателем количества пищи, имеющейся в том месте, куда ведет след. Направляясь к муравейнику, муравьи наносят пахучие следы только тогда, когда они добыли пищу. Чем больше было пищи в данном месте, тем большее число муравьев наносит пахучие следы на обратном пути, тем интенсивнее оказывается запах следа и тем большее число новых муравьев он привлекает. По мере того как пищевые ресурсы исчерпываются,



Рис. 13. Рабочая особь огненного муравья, наносящая пахучий след с помощью жала (по Вильсону)

уменьшается число возвращающихся муравьев, наносящих новые пахучие следы. Запах старых следов вскоре перестает восприниматься муравьями и их приток к исчерпанному источнику пищи прекращается. Быстрое испарение пахучих следов имеет для муравьев важное биологическое значение. Если бы такие следы сохранялись в течение длительного времени, то муравьи продолжали бы напрасно ползать по старым дорогам, уже утратившим свое значение.

Своеобразен способ употребления одмихнионов у некоторых муравьев, живущих в полупустынях и пустынях (например, у Dorymyrmex и Forelius). У них особенно сильно развиты пахучие железы, вырабатывающие одмихнионы. Между тем в местах, где они живут, почва и песок днем очень сильно нагреваются солнцем и прикосновение брюшком к почве для нанесения пахучих следов было бы нерациональным. Эти муравьи на длинных ногах очень быстро бегут по горячему песку, приподняв брюшко кверху. Они прямо выделяют свои одмихнионы в окружающий воздух, где их запах при отсутствии ветра продолжает ощущаться в течение некоторого времени, подобно запаху выхлопных газов автомобиля. Воздух, насыщенный запахом одмихниона, служит ориентиром при передвижении других особей муравьев из того же муравейника.

У различных муравьев одмихнионы могут вырабатываться разными железами. Представители подсемейства

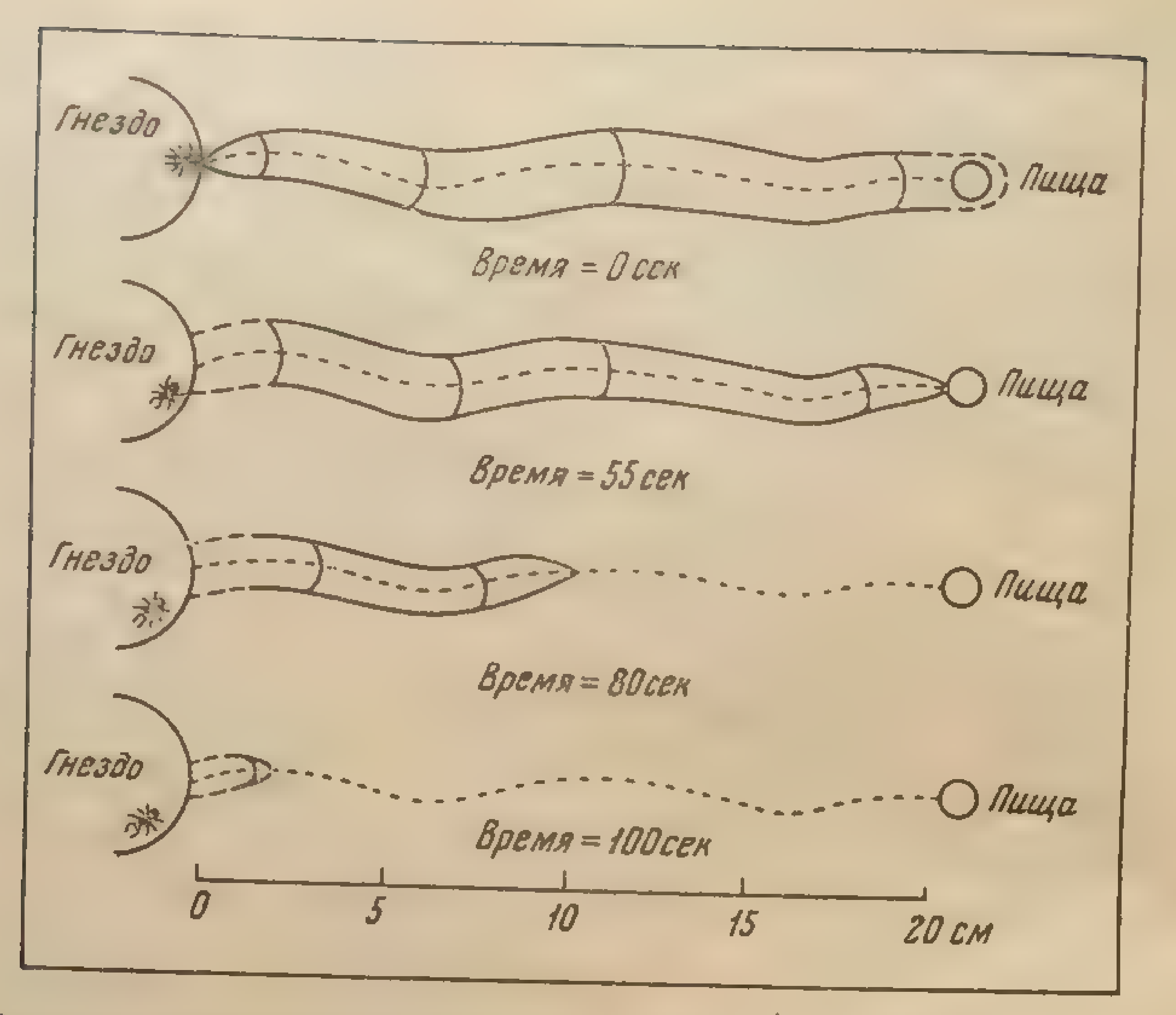


Рис. 14. Форма пахучего следа огненного муравья на стекле (по Вильсону и Боссерту)

Dolichoderinae вырабатывают их в железистом вентральном органе, выводной проток которого открывается наружу между шестым и седьмым стернитами брюшка.

Одмихнионы у пчел подсемейства Meliponinae образуются в мандибулярных железах. Такая железа состоит из «железистой части» и резервуара, узкий проток которого открывается наружу у основания жвалы. Благодаря особому запирательному механизму у отверстия протока пчела может выборочно наносить секрет мандибулярной железы на определенные предметы. У этих пчел нет «языка танца», столь характерного для медоносной пчелы. Пчела, обнаружившая корм, должна сама указывать путь к нему другим рабочим пчелам своей семьи. Одной зрительной ориентировки для этого оказывается недостаточно. «Ведущая» пчела время от времени касается своими жвалами отдельных стеблей травы, веток, камней и других предметов, служащих заметными ориентирами, и наносит на их поверхность секрет мандибулярных желез, содержащих одмихнион.

Сходным образом поступают и шмели. По утрам из гнезда шмелей Bombus hortorum первыми вылетают самцы, которые наносят на различные предметы вокруг гнезда и вдоль путей полета капельки секрета мандибулярных желез. Эти капельки служат пахучими метками и помогают ориентироваться другим особям той же шмелиной семьи. Пахучей основой этого секрета является фарнесол:

$$\begin{array}{l} CH_3{-}\underset{\displaystyle CH_3}{\underset{|}{C}}{=}CH{-}CH_2{-}CH_2{-}\underset{\displaystyle CH_3}{\underset{|}{C}}{=}CH{-}CH_2{-}CH_2{-}\underset{\displaystyle CH_3}{\underset{|}{C}}{=}CH{-}CH_2OH \end{array}$$

У рабочих особей медоносной пчелы между шестым и седьмым тергитами брюшка имеется глубокая кожная сумка, содержащая пахучие железы, и способная выворачиваться наружу в виде валика. Эта сумка была описана в 1883 г. известным русским зоологом Н. В. Насоновым [19] и поэтому часто называется железой Насонова. Когда пчела насасывает в зобик обильный корм, лишенный сильного запаха, она выворачивает наружу железу Насонова и запах ее пахучего секрета пропитывает воздух и окружающие предметы на месте кормления. Этот запах привлекает других рабочих пчел к источнику корма. Недаром пчелы-разведчицы, прилетая повторно к этому источнику, сначала несколько минут летают над ним с вывороченной наружу железой Насонова, пропитывая воздух ее пахучим секретом.

Спрашивается, какое же биологическое значение имеет у медоносной пчелы ароматный секрет железы Насонова. Ведь пчелы-разведчицы сообщают о наличии обильного корма другим пчелам еще в улье в виде характерного «танца». Этот «танец» содержит информацию не только о направлении, в котором находится корм, но и о расстоянии до него [20]. На основании этих сведений пчелы летят в нужном направлении, пролетают определенное расстояние, а дальше руководствуются запахом цветов, с которых пчела-разведчица принесла в улей нектар или пыльцу.

Однако запах некоторых цветов очень слаб, а кормушки с чистым сахарным сиропом не обладают запахом, воспринимаемым обонянием пчел. В таких случаях пахучий секрет железы Насонова придает характерный запах источникам корма и привлекает к ним остальных рабо-

чих пчел. На душистых цветах этот запах тоже служит пчелам дополнительным указателем места обильного взятка.

Кроме того, запах секрета железы Насонова служит пчелам пахучим ориентиром, указывающим местоположение улья. Когда молодые пчелы вылетают в «учебные» полеты, на прилетной доске улья перед летком выстраивается некоторое количество пчел, которые, приподняв вершину брюшка и выворотив наружу железу Насонова, быстрыми движениями крыльев гонят от себя воздух, пропитанный запахом ее секрета. Особенно наглядно можно убедиться в значении запаха железы Насонова, если передвинуть улей с обычного его места на другое, находящееся на небольшом расстоянии. В этом случае пчелы-сборщицы прилетают точно туда, где улей находился раньше, и в течение некоторого времени не обращают никакого внимания на улей, даже если он был передвинут всего на несколько десятков сантиметров. Однако как только одна из пчел-сборщиц случайно сядет на передвинутый улей, она сразу же выворачивает наружу железу Насонова и начинает оживленно трепетать крыльями. Остальные пчелы воспринимают запах ее секрета и сразу же устремляются к своему улью.

Запах секрета железы Насонова напоминает аромат цветов медоносного растения мелиссы, а иногда кажется сходным с запахом плодов айвы. Пахучей основой этого секрета является гераниол.

Многие млекопитающие при передвижении по местности наносят выделения особых пахучих желез на поверхность различных предметов, в особенности таких, которые могут служить хорошими ориентирами. Одмихнионы, содержащиеся в этих выделениях, по-видимому, являются довольно стойкими веществами. Их запах может восприниматься в течение значительного времени животными, обнюхивающими эти ориентиры.

Особенно часто одмихнионы млекопитающих образуются в анальных железах, открывающихся в заднюю кишку (рис. 15). Содержимое анальных желез может выдавливаться сокращением соответствующих мышц во время дефекации и придавать характерный запах экскрементам. Однако нередко животные специально прижимают область анального отверстия или выпячивающиеся сосочки анальных желез непосредственно к поверхности пред-

метов, на которых они оставляют свои «пахучие метки». Одмихнионы продуцируются анальными железами у псовых (собаки, волки, лисицы), куницеобразных (хорек, горностай), барсуков и некоторых грызунов (суслики, сурки).



Рис. 15. Область анального отверстия альпийского сурка (по Шатену)

1 — выступающие сосочки анальных желез

Пахучие метки указывают на занятость данной территории определенной особью, семьей или стадом и как бы предупреждают об этом других особей того же вида. Они способствуют более равномерному распределению особей животных одного вида в пределах населяемой им территории. Таким образом, пахучие метки уменьшают остроту внутривидовой конкуренции и способствуют расселению вида на новые, еще не занятые им пространства. Выработка одмихнионов оказывается в процессе эволюции полезным признаком и закрепляется естественным отбором.

Существуют животные (кошки и лемуры), у которых для нанесения пахучих меток служит моча, обладающая сильным запахом. Лемуры, не имеющие специальных пахучих желез, выпускают несколько капель мочи себе на ладони и втирают их в кожу подошв. У остальных млекопитающих одмихнионы вырабатываются кожными железами, расположенными на разных участках тела. Исполь-

зование секретов определенных кожных желез для обозначения занятости территории установлено многочисленными наблюдениями зоологов над животными, содержащимися в зоологических садах или обитающими в природных условиях. Например, у антилопы гарна (Antilope cervicapra) самец вырабатывает одмихноны в преорбитальных железах, расположенных кпереди от внутреннего угла глаза. Эти железы настолько велики, что человек легко может ввести кончик своего указательного пальца в их проток. Антилопа произвольно расширяет или суживает отверстие этого протока. Секрет желез окрашен в черный цвет, напоминает по своей консистенции воск и имеет сильный характерный запах. Самец постоянно наносит «пахучие метки» на легко заметные предметы (выступающие ветви и стебли растений). При трении расширенного отверстия протока преорбитальной железы о поверхность этих предметов на них остаются значительные порции секрета. Каждый самец этого вида метит таким образом определенную территорию, которую он защищает от других самцов.

У серны (Rupicapra rupicapra) одмихноны вырабатываются в железах, расположенных позади рогов. Эти железы функционируют только в период половой активности и тогда достигают размера лесного ореха. Серна наносит небольшое количество пахучего секрета на поверхность небольших кустарников и совсем тонких ветвей деревьев.

У многих парнокопытных секрет желез, открывающихся между копытцами, служит не только для смазывания поверхности копыт, но содержит также одмихноны для оставления пахучих следов во время передвижения животного. У соболя одмихноны, вероятно, вырабатываются подошвенными железами[21].

Пахучие железы некоторых лемуров расположены на внутренней стороне предплечий и около подмышечных впадин. У самцов они развиты сильнее, чем у самок. Самец мадагаскарского кошачьего лемура (Lemur catta) в состоянии возбуждения трет конец своего длинного пушистого хвоста о имеющийся на предплечье роговой выступ и расположенную вблизи от него пахучую железу, несколько раз изгибая хвост над головой. Потом он загибает хвост кпереди, зажимает его между туловищем и передними конечностями и поочередно трет кончиком

хвоста обе пахучие железы. Иногда он поднимает куски дерева и крупные листья или хватает ветки и, прижимая к туловищу, проводит вдоль них той частью предплечий, где находятся пахучие железы, нанося пахучие метки на эти предметы. У гапалемура на предплечьях около пахучих желез имеется по нескольку роговых сосочков, образующих как бы подобие щетки, которой этот лемур трет свой хвост, нанося на него пахучий секрет. Самцы черного лемура трут предплечья о ветви деревьев, оставляя на них пахучие метки.

У самца сумчатой летяги (Petaurus breviceps papuanus) пахучие железы расположены на лбу, а у самки — на груди. Самец трется лбом о грудь самки, примешивая запах одмихниона лобной железы к секрету ее пахучей железы. Таким образом, он метит своим запахом пахучий секрет самки, чтобы другие самцы, обнюхивая ее пахучие следы, были бы «информированы», что у данной самки уже есть самец.

В препуциальных железах бобра образуется «бобровая струя» — сиропообразная масса с характерным запахом. Сначала она окрашена слабо, а затем темнеет. Бобровая струя представляет собой сложную смесь, содержащую, по меньшей мере, 45 различных веществ. Нанесенная на землю или на различные предметы, она служит пахучей меткой для особей другого пола.

ХИМИЧЕСКИЕ СИГНАЛЫ ТРЕВОГИ — ТОРИБОНЫ

Торибонами называются вещества, вызывающие у остальных особей того же вида реакции тревоги, бегства или активной обороны. Наличие таких веществ установлено у общественных насекомых, рыб и головастиков обыкновенной жабы.

Когда медоносная пчела жалит врага, то одновременно с ядом она выделяет торибон, запах которого вызывает ярость остальных пчел. Они устремляются на врага, стараясь ужалить его поблизости от того места, куда он был ужален первой пчелой.

Обычно рабочая пчела не может вытащить обратно свое жало из кожи позвоночных, так как оно имеет 12 зубцов, направленных остриями назад. Жало остается торчать в коже врага и отрывается вместе со всем жалящим аппаратом и его железами от тела пчелы. Отрыв этот происходит по точно определенным анатомическим границам. Потеря жала при ужалении врага, влекущая за собой смерть рабочей пчелы, имеет для семьи медоносных пчел определенное биологическое значение. Во-первых, яд, содержащийся в резервуаре ядовитой железы, продолжает поступать в тело врага еще в течение некоторого времени после отрыва жалящего аппарата от тела пчелы. Во-вторых, ужаленный враг метится торибоном и становится, даже несмотря на бегство, объектом нападения других пчел, находящих его по запаху торибона.

Пчелы выделяют торибон не только при ужалении. Если на прилетной доске улья захватить пинцетом рабочую пчелу, кратковременно сдавить ее, а затем отпустить, то эта пчела приподнимает брюшко, широко открывает клоаку, обнажает жало и, быстро трепеща крыльями, начинает бегать среди других рабочих пчел, что вызывает у них сильное возбуждение.

От оторванного жала рабочей пчелы исходит запах, напоминающий запах бананового масла. Такой же, но гораздо более слабый запах ощущается при обнажении жала пчелы. У маток, а также у молодых рабочих пчел в первые сутки после их выхода из куколок оторванные жала не имеют этого запаха и не вызывают агрессивной реакции пчел. По-видимому, торибон образуется двумя группами одноклеточных желез, протоки которых открываются на наружной поверхности квадратных пластинок, представляющих собой видоизмененные боковые части девятого тергита брюшка.

Одним из активных компонентов торибона медоносной пчелы является изо-амил-ацетат, который удалось экстрагировать из жал рабочих пчел. В каждом жале содержится приблизительно 1 мкг изо-амил-ацетата. В жалах маток и молодых рабочих пчел этого вещества обнаружить не удалось. Шарики из ваты, смоченные изо-амил-ацетатом, вызывают у рабочих пчел сильное возбуждение (реакцию тревоги), но без попыток жалить. Между тем пчелы всегда пытаются жалить ватные шарики с оторванными пчелиными жалами, содержащи-

ми соответствующее количество торибона. Вещество это очень нестойко, и пчелы перестают ощущать его запах уже через 10 мин. (при 20° С).

У общественных ос (Vespa germanica и V. vulgaris) торибон образуется ядовитой железой и сразу же примешивается к яду.

Прежде чем ужалить врага, оса опрыскивает его мелкими капельками яда. Торибон, примешанный к яду, вызывает агрессивную реакцию остальных рабочих ос, которые набрасываются на врага, жалят его и кусают челюстями.

Торибоны обнаружены у многих видов муравьев. Разные муравьи реагируют на эти вещества неодинаково. Их реакция зависит как от особенностей биологии вида, так и от концентрации торибонов в окружающем воздухе. Небольшие дозы торибона привлекают рабочих особей и солдат, иногда не вызывая у них других реакций. Если торибоны выделяются в большей концентрации, то муравьи одних видов закапываются в землю или забирают личинок и куколок и переселяются из муравейника в другое место. Муравьи других видов яростно обороняются и сами нападают на врага.

У различных муравьев торибоны образуются разными железами: мандибулярными (большинство видов подсемейств Myrmicinae, Camponotinae и Dorylinae), анальными (Dolichoderinae), железой Дюфура (Lasius и Plagiolepis). Иногда они образуются также ядовитой железой и примешиваются к ее яду (Myrmicinae).

В мандибулярных железах рабочих особей жатвенного муравья (Pogonomyrmex badius) образуется торибон, привлекающий других особей своего вида и вызывающий у них защитные реакции. Это пахучее вещество, выведенное наружу, быстро диффундирует в окружающий воздух. Зона активного действия торибона, выпущенного одним муравьем, при неподвижном воздухе, имеет форму шара. Через 13 сек. она достигает максимальных размеров и имеет радиус около 6 см, а затем начинает уменьшаться. Слабые концентрации торибона во внешних слоях этой зоны привлекают муравьев к источнику запаха. Более сильные концентрации в центральной части зоны радиусом около 3 см вызывают у муравьев оборонительную реакцию. Уже через 35 сек. после выведения торибона из железы его концентрация

в воздухе оказывается ниже воспринимаемой и действие на муравьев прекращается.

Локальность и кратковременность действия химического сигнала тревоги у жатвенного муравья биологически весьма целесообразны. В муравейнике очень часто бывают небольшие повреждения и различные мелкие неполадки, туда постоянно вторгаются разнообразные насекомые и другие мелкие животные. Если бы действие сигналов тревоги, издаваемых единичными муравьями, не ограничивалось сравнительно небольшим пространством, а сразу распространялось бы на весь муравейник, то это постоянно нарушало бы его нормальную жизнедеятельность. Ведь для устранения мелких неполадок и уничтожения вторгнувшихся в муравейник насекомых достаточно привлечения небольшого числа муравьев.

У жатвенного муравья интенсивное выделение торибона вызывает закапывание в землю всех муравьев своего вида в зоне с радиусом до 5 см. Закапывающиеся муравьи, в свою очередь, выделяют из мандибулярных желез торибон, благодаря чему реакция тревоги быстро распространяется по муравейнику.

У кочевых муравьев-эцитонов (Eciton) реакция тревоги, вызванная секретом мандибулярных желез, выражается в крайне агрессивном поведении. Муравьи-листорезы (Atta sexdens) вырабатывают в мандибулярных железах смесь из нескольких веществ, обладающих разными запахами. Из этих веществ наиболее агрессивную реакцию у солдат муравьев вызывает цитраль:

$$(H_3C)_2C{=}CH{-}CH_2{-}CH_2{-}\overset{\displaystyle CH_3}{\overset{|}{C}}{=}CH{-}CHO$$

Солдаты муравьев-листорезов с растопыренными челюстями устремляются к источнику запаха и там начинают кромсать на кусочки все живое. При отсутствии врага они раздирают на части друг друга. Смесь пахучих веществ, входящих в состав секрета мандибулярных желез, вызывает значительно более сильную реакцию, чем чистый цитраль [22].

Секрет мандибулярных желез муравья Lasius fuliginosus вызывает возбуждение и оказывает токсическое действие на других муравьев. По данным итальянского ученого М. Павана [23], активным фактором этого секрета

является дендролазин, или β-(4,8-деметил-нонадиен-3,7-ил)-фуран:

$$\underset{\text{фурановое кольцо: }HC=C,\ HC=CH,\ O}{HC{-}C}{-}CH_2{-}CH_2{-}CH{=}\underset{\displaystyle CH_3}{C}{-}CH_2{-}CH_2{-}CH{=}\underset{\displaystyle CH_3}{C}{-}CH_3$$

В анальных железах муравьев образуются разные соединения: иридомирмецин (у Iridomyrmex hymilis), гептанон (у Iridomyrmex pruinosus), иридодиал, метилгептенон и пропил-изобутил-кетон (у Tapinoma nigerrimum):

Иридомирмецин

Иридодиал

$$CH_3{-}CH_2{-}CH_2{-}CH_2{-}CH_2{-}\overset{\displaystyle O}{\overset{\|}{C}}{-}CH_3$$

2-Гептанон

$$(H_3C)_2C{=}CH{-}CH_2{-}CH_2{-}\overset{\displaystyle O}{\overset{\|}{C}}{-}CH_3$$

Метилгептенон

$$(H_3C)_2CH{-}CH_2{-}\overset{\displaystyle O}{\overset{\|}{C}}{-}CH_2{-}CH_2{-}CH_3\,.$$

Пропилизобутилкетон

В 1938 г. немецкий физиолог Карл Фриш[21] обнаружил у рыб особое вещество, вызывающее характерную реакцию бегства у других особей того же вида. Если повредить кожу у одного гольяна (Phoxinus laevis) и затем снова опустить эту рыбу в воду, то все остальные гольяны той же стайки начинают энергично пропускать воду через рот и жаберные щели, а через 30—60 сек. быстро опускаются на дно или прячутся в различные укрытия. Фриш показал, что эта реакция вызывается веществом, содержа-

щимся в коже гольяна, которое действует на обонятельные рецепторы. После перерезки обонятельных нервов рыбы перестают реагировать на это вещество.

Вещества, вызывающие такие реакции у рыб, Фриш назвал «веществами испуга», один его ученик Э. Кульцер[25] называл их «предостерегающими веществами», а другой — В. Пфейффер[26] — «веществами тревоги». Мы относим эти вещества к группе торибонов.

Торибоны широко распространены у морских и пресноводных рыб. Пфейффер обнаружил их у рыб из семейств Cyprinidae, Cobitidae, Catastomidae и Characidae, а также из нескольких семейств подотряда Siluroidea. Торибоны вызывают реакцию у рыб не только своего, но и некоторых других видов. Однако у разных рыб, по-видимому, они неодинаковы. Химическая природа торибонов рыб пока не установлена.

В зависимости от образа жизни рыбы отвечают на действие торибона одной из следующих трех реакций: 1) становятся совершенно неподвижными (такая реакция характерна для пескаря, гольца и других придонных рыб, обладающих защитной окраской); 2) всплывают к поверхности и иногда даже выпрыгивают из воды; 3) прячутся в различные укрытия.

Торибоны образуются в особых колбовидных клетках кожи рыб, названных «клетками вещества испуга». От других секреторных клеток эпидермиса они отличаются центральным расположением ядра и отсутствием непосредственного контакта с поверхностью тела (рис. 16). Колбовидные клетки имеются только в коже тех видов рыб, которые вырабатывают торибоны.

Фриш экстрагировал 0,2 г кожи гольяна в 200 мл воды и приготовлял разные разведения этого экстракта, определяя их активность на стайке гольянов. При разведении экстракта в 50 раз реакция испуга наблюдалась в 83% случаев, при разведении в 100 раз — в 74% и при разведении в 500 раз — в 41% случаев. При разведении в 1000 раз реакция наступала только у немногих, особенно чувствительных особей. Мальки гольяна начинают реагировать на торибон на 46-й день после выхода из икры, но только с 65-го дня реакция испуга на действие торибона становится закономерной. Первое появление этой реакции связано не столько с абсолютным возрастом мальков, сколько с достижением ими определенной стадии развития.

Среди амфибий наличие торибона установлено у головастиков обыкновенной жабы. При любом повреждении кожи этот торибон попадает в окружающую воду. Все остальные головастики, находящиеся поблизости, немедленно устремляются на дно водоема или уплывают в стороны. Приблизительно через 20 мин. все головастики

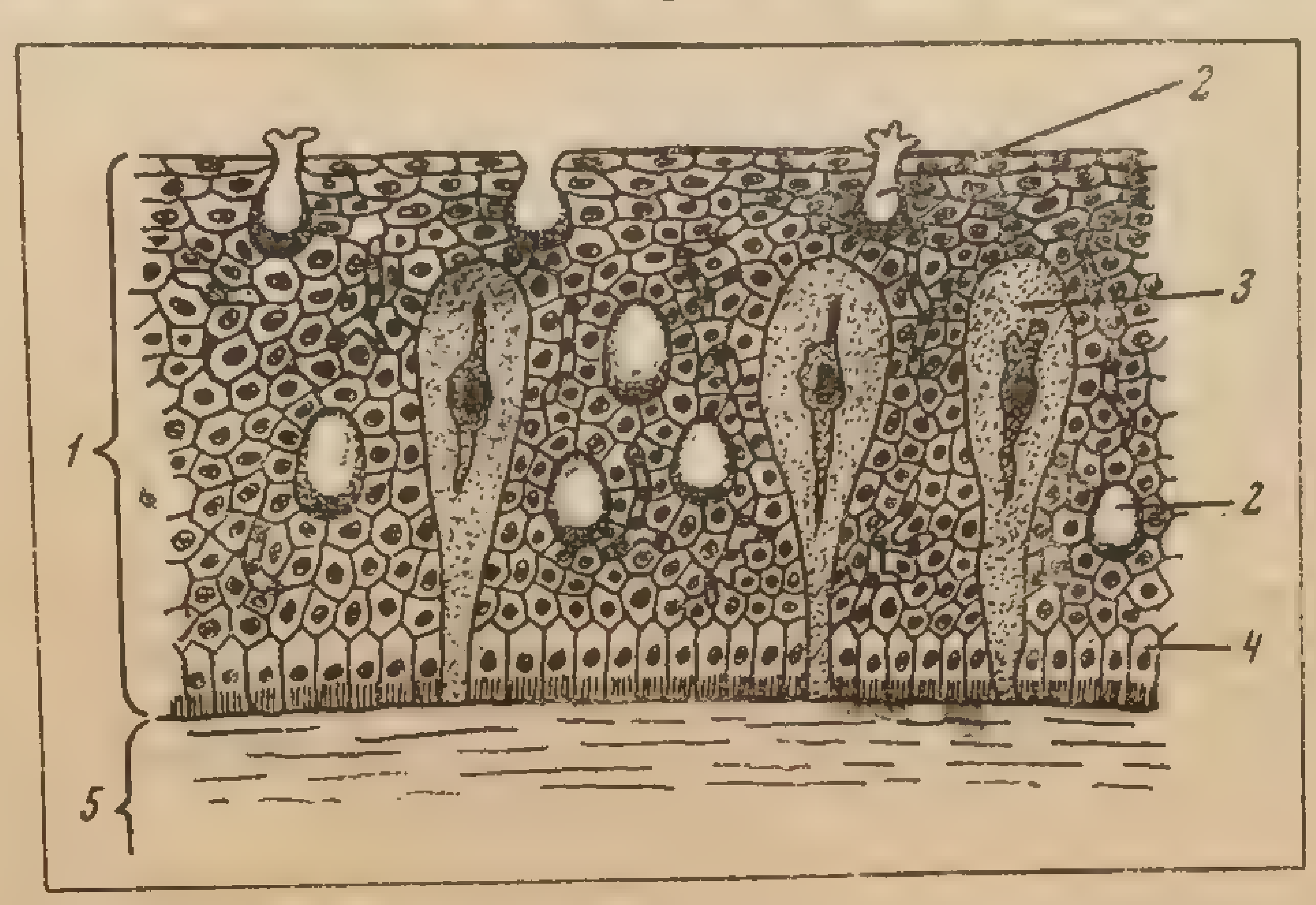


Рис. 16. Срез через кожу костистой рыбы (из Бючли)

1 — эпидермис; *2* — слизистая клетка; *3* — колбовидная клетка; *4* — основной слой эпидермиса; *5* — кориум

вновь собираются на прежнем месте. Торибон действует на обонятельные рецепторы. После перерезки обонятельных нервов головастики перестают реагировать на него.

Достаточно даже сравнительно слабого давления на кожу головастика обыкновенной жабы, чтобы в воде создалась концентрация торибона, вызывающая бегство всех остальных головастиков. На спинной стороне тела кожа содержит приблизительно в два раза больше торибона, чем на брюшной. Головастики начинают реагировать на торибон сразу же после вылупления из икринок, чувствительность их достигает максимума перед наступлением метаморфоза.

Буфотоксин и γ-буфотоксин вызывают у головастиков жабы такую же реакцию бегства, как экстракты кожи, содержащие торибон. Эти вещества активны в разведении 1 : 2 400 000. Их абсорбционные спектры и распределение при хроматографии на бумаге очень сходны с теми же

показателями вещества, содержащегося в экстракте кожи головастиков обыкновенной жабы и вызывающего «реакцию бегства».

МОДИФИКАТОРЫ ПОЛОВЫХ СВОЙСТВ — ГОНОФИОНЫ

Гонофионами называются вещества, вырабатываемые половозрелыми особями животных и вызывающие формирование или изменение признаков пола у других особей своего вида.

К гонофионам относится бонеллин, образуемый половозрелыми самками морского червя Bonellia viridis. Взрослая самка этого червя, относящегося к классу эхиурид, имеет сравнительно толстое тело длиною около 7 см и тонкий, раздвоенный на вершине хобот длиною свыше 90 см. Самка становится половозрелой только на втором году жизни и продолжает расти еще в течение нескольких лет. Карликовый самец достигает 1—3 мм в длину и живет в половых протоках или выделительных органах (нефридиях) самки. Если личинки развиваются в отсутствие половозрелой самки, то 87% из них превращаются в самок и только 13% в карликовых самцов. Если же личинок поместить в воду, в которой находится половозрелая самка, то почти все они прикрепляются к ее хоботу и в течение 3 дней подвергаются воздействию ее гонофиона. Потом личинки отваливаются и через 2—3 недели превращаются в карликовых самцов.

Установлено, что превращение личинок в самцов вызывают водные экстракты из высушенной ткани хобота или кишки половозрелой самки. Гонофион проникает из хобота самки в передний конец тела прикрепившихся к ней личинок и постепенно распространяется по направлению к их заднему концу. Если дать личинкам возможность пробыть прикрепленными к хоботу только несколько часов, а затем изолировать их от самки, из них развиваются интерсексуальные формы, передний конец тела которых обладает признаками самца, а задний — признаками самки.

У многощетинкового червя Ophryotrocha puerilis половозрелые самки выделяют в окружающую воду вещество, влияющее на развитие признаков пола других особей в мужском направлении.

Образование гонофионов установлено у брюхоногих моллюсков из рода Crepidula. Для этих гермафродитных моллюсков характерна протерандрия, т. е. молодая особь сначала проходит функциональную фазу самца, а затем фазу самки. Лишь небольшая часть молодых особей превращается в самок, не проходя предварительно фазы самца. Самки выделяют в окружающую морскую воду гонофион, вызывающий быстрый переход молодых особей в фазу самца и длительную задержку их на этой фазе развития. У тех моллюсков, которые уже начали превращаться из самца в самку, гонофион вызывает восстановление строения и функции мужского полового аппарата. Гонофионы моллюсков Crepidula обладают видовой специфичностью.

Половозрелые особи общественных насекомых (термитов, муравьев и пчел) вырабатывают вещества, подавляющие развитие половых желез у остальных особей той же семьи.

Непрерывным потоком бегут рабочие особи термитов к центральной (родительской) камере термитника, где живут половозрелые самка и самец, вырабатывающие привлекающие их телергоны. Здесь рабочие отдают самке и самцу принесенный корм и жадно облизывают их, слизывая выпот, выступающий на покровах брюшка, и капельки жидкости, появляющиеся из анального отверстия. У некоторых видов термитов рабочие особи теребят ротовыми частями и даже кусают складки покровов самки, стимулируя выделение телергонов. Затем они уползают в другие части термитника, а их место занимают другие рабочие особи.

Эти телергоны тормозят развитие половых желез и превращение личинок и нимф в так называемых заменяющих половых особей. Действие таких веществ было особенно убедительно показано опытами швейцарского зоолога М. Люшера[27] над термитами Kalotermes fravicollis В каждой колонии этого вида термитов имеются только две половые особи — один самец и одна самка. Если удалить их, то часть нимф вскоре превратится в «заменяющих» половых особей, отличающихся от обычных самцов

и самок меньшими размерами тела, более слабым развитием глаз и наличием коротких зачатков крыльев. Но из многочисленных «заменяющих» половых особей уже через несколько дней остаются живыми только один самец и одна самка, а все остальные уничтожаются термитами. Каждая личинка и нимфа потенциально способны превратиться в «заменяющую» половую особь. Однако телергоны половозрелых особей препятствуют такому превращению.

По данным Люшера, самец и самка термитов вырабатывают разные гонофионы. Сам по себе гонофион самца не оказывает заметного действия на личинок и нимф. Гонофион самки несколько тормозит их превращение в половозрелых «заменяющих» самок. Но при одновременном действии гонофионов самца и самки превращение личинок и нимф в «заменяющих» половых особей прекращается полностью.

Для выяснения вопроса о месте образования гонофионов у термитов были поставлены следующие опыты. Две колонии термитов Kalotermes flavicollis разделялись двойной перегородкой, через которую особи из разных колоний не могли прикасаться друг к другу усиками или ротовыми частями. В каждую колонию помещалось по одному половозрелому самцу. Половозрелая самка закреплялась в перегородке между колониями таким образом, чтобы ее голова и грудь находились в пределах одной колонии, а брюшко — в пределах другой колонии. Большинство закрепленных в перегородке самок было съедено термитами. Остались живыми только две самки, одна из которых прожила 16, а другая — 27 дней. В тех случаях, когда самка оставалась живой, в колонии, где находились ее голова и грудь, — «заменяющие» половые особи появлялись в обычном числе, а в колонии, куда было выставлено ее брюшко, — образования «заменяющих» половых особей не происходило совсем. Это дало Люшеру основание предполагать, что гонофионы образуются в голове или груди половозрелой самки термитов, но выделяются наружу через ее брюшко.

Интересно, что у некоторых видов термитов особи, относящиеся к другим кастам, также вырабатывают телергоны, препятствующие превращению личинок в эти касты. Так, например, в колонии термитов Zootermopsis angusticollis в первый год ее существования имеется только один солдат. Если удалить его из колонии, то один из

молодых термитов уже после второй линьки обнаруживает ясные признаки будущего солдата. После удаления из колонии второго солдата появляется третий и так далее. Таким способом в молодой колонии термитов этого вида удается наблюдать последовательное развитие нескольких солдат. С другой стороны, перенесение солдата в молодую колонию термитов еще до появления первой нимфы солдата полностью предотвращает развитие в ней собственных солдат.

Как известно, термиты едят только древесину. Между тем их пищеварительные соки не содержат ферментов, расщепляющих клетчатку. Но в кишечнике термитов живут своеобразные симбиотические жгутиконосцы, которые захватывают небольшие кусочки древесины и переваривают их в своей протоплазме, расщепляя клетчатку до моносахаридов. Из содержимого кишечника эти моносахариды могут всасываться непосредственно эпителием кишки термита. Кроме того, часть жгутиконосцев погибает в кишечнике и их тела перевариваются пищеварительными соками термита. Однако значительная часть расщепленных жгутиконосцами углеводов не успевает всосаться и выводится с экскрементами. Термиты слизывают друг у друга жидкие экскременты, выступающие из анального отверстия. Таким образом, содержащиеся в них пищевые вещества, пройдя через пищеварительный канал нескольких термитов, оказываются полностью использованными. Термиты, искусственно освобожденные от симбиотических жгутиконосцев путем кратковременного содержания в атмосфере чистого кислорода, вскоре погибают от истощения, даже если их кишечник набит древесиной. При наличии жгутиконосцев термиты могут годами питаться только фильтровальной бумагой, не обнаруживая при этом никаких признаков голодания. Термиты заражаются симбиотическими жгутиконосцами, слизывая друг у друга экскременты, в которых содержатся особые «мумифицированные» стадии этих симбионтов.

Указанные особенности питания термитов создают возможность быстрого распространения действия телергонов на очень большое количество особей. Телергоны, полученные рабочими особями при облизывании покровов или экскрементов самца и самки, проходят через их пищеварительный канал и слизываются вместе с экскрементами другими особями. Таким образом, они постепенно оказы-

вают действие на всех особей, живущих в одном термитнике.

Яйцекладущие самки муравьев также вырабатывают телергоны, привлекающие рабочих муравьев и подавляющие у них развитие яичников. Рабочие муравьи слизывают эти вещества с поверхности хитинового покрова самки и передают их при отрыгивании пищи из зобика другим особям. Если удалить из муравейника яйцекладущую самку, то через некоторое время часть рабочих муравьев начинает откладывать яйца. Личинки, вышедшие из этих яиц, могут превратиться в крылатых самок и самцов.

Пчеловодам давно известно, что рабочие пчелы, окружающие матку медоносной пчелы, постоянно облизывают хитиновую поверхность ее тела своими язычками. При этом они слизывают особый телергон, получивший название «маточного вещества». Рабочая пчела, облизавшая матку, отделяется от ее свиты и убегает по сотам, останавливаясь при встрече с другими пчелами и отдавая им путем отрыгивания из зобика небольшие дозы слизанного телергона. Благодаря такому «распределению» действие маточного вещества распространяется на большое число других рабочих пчел. Постоянное слизывание этого телергона с тела матки и распространение его среди всех пчел в улье — обязательное условие нормального существования пчелиной семьи.

Если удалить матку из улья или поместить ее в клетку с двойными проволочными стенками, через которые рабочие пчелы не могут дотянуться до ее тела своими хоботками, то уже через несколько часов в жизни пчелиной семьи наступает ряд изменений. Рабочие пчелы перестраивают некоторые обыкновенные ячейки с яйцом или молодой личинкой в маточные ячейки (маточники) и начинают постоянно кормить этих личинок секретом своих нижнечелюстных желез, называемым «маточным молочком». У некоторых рабочих пчел созревают яичники (рис. 17), и они начинают откладывать в ячейки неоплодотворенные яйца. Пчеловоды называют таких пчел «трутовками», так как из отложенных ими яиц выходят личинки, превращающиеся только в самцов-трутней. Следовательно, маточное вещество является гонофионом, так как оно подавляет развитие яичников у рабочих пчел.

Необходимо отметить, что гонофион пчелиной матки является только одним из целого комплекса факторов,

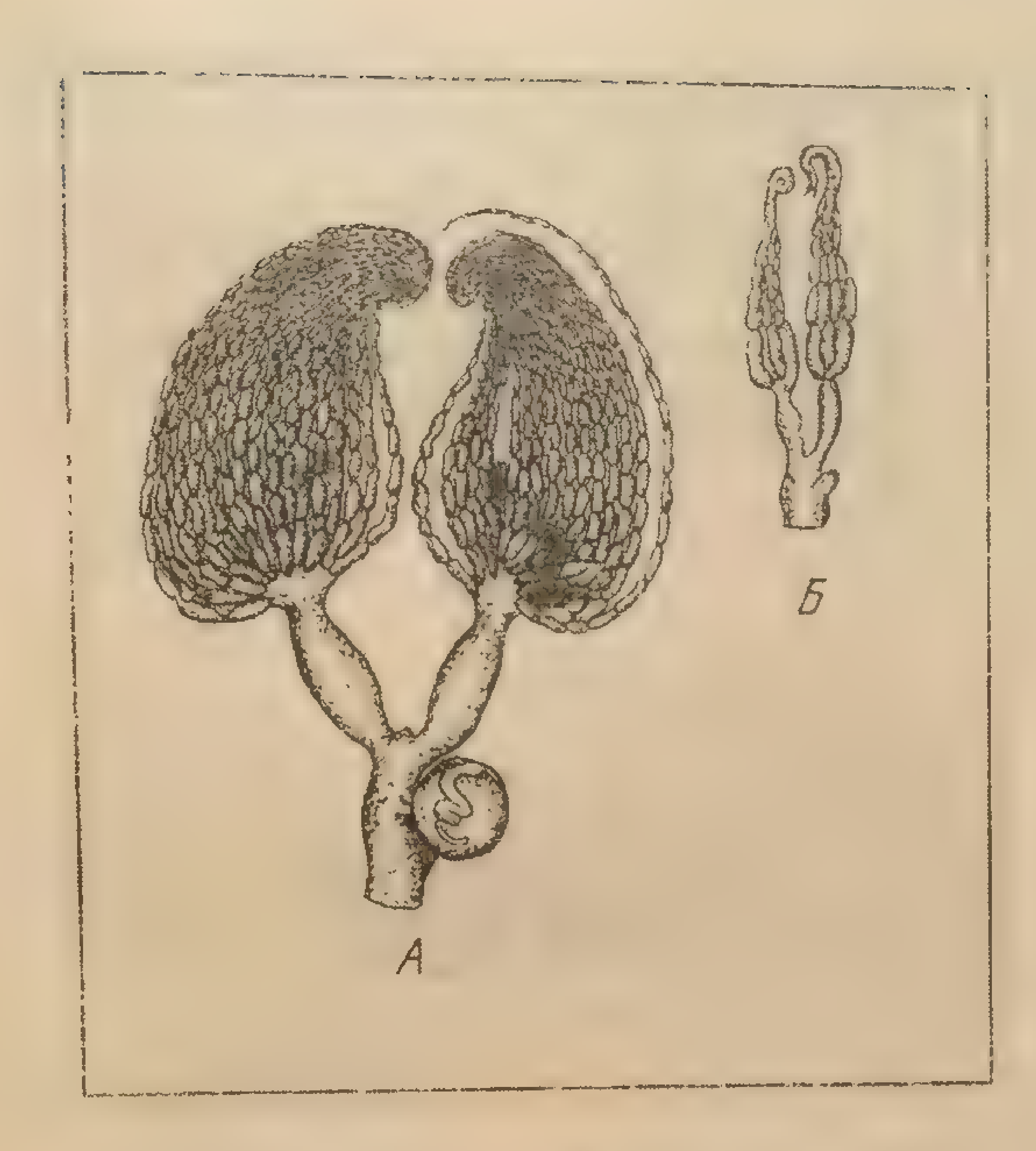


Рис. 17. Яичники медоносной пчелы (по Гётшу)

А — у матки (яичники состоят из очень большого числа яйцевых трубочек, семяприемник хорошо развит); *Б* — у трутовки (каждый яичник состоит только из 3—4 яйцевых трубочек, семяприемник рудиментарен)

вызывающих задержку развития яичников у рабочих особей медоносной пчелы. Большую роль при этом играют и пищевые факторы.

Закладка новых маточников и появление трутовок наблюдаются также в тех случаях, когда производимого маткой телергона не хватает на всю пчелиную семью.

Маточное вещество вырабатывается мандибулярными железами пчелиной матки и покрывает всю хитиновую поверхность ее тела. Оно привлекает к матке самцов во время брачного лёта, а позже рабочих пчел и обусловливает их поведение. Это вещество обладает очень высокой биологической активностью и большой стойкостью. Оно не разрушается двукратным автоклавированием при 120° С и сохраняется на поверхности тела мертвой пчелиной матки, находившейся в энтомологической коллекции

в течение трех лет; легко растворяется в хлороформе, этиловом спирте, ацетоне, петролейном эфире и других органических растворителях. Для торможения развития яичников у рабочей пчелы достаточно, чтобы она лишь слегка притронулась хоботком к телу живой или мертвой матки или к кусочку какого-либо пористого вещества, пропитанного экстрактом, содержащим маточное вещество.

Продукт мандибулярных желез пчелиной матки представляет смесь нескольких биологически активных веществ. Одним из них является транс-децен-2-он-9-овая кислота:

$$CH_3-\underset{\underset{O}{\|}}{C}-(CH_2)_5-\overset{\overset{H}{|}}{C}=\underset{\underset{H}{|}}{C}-COOH$$

Эта кислота в дозах 0,13—0,5 мкг тормозит инстинкт постройки маточных ячеек, но не привлекает рабочих пчел и не влияет на их яичники. Кроме нее в маточном веществе содержатся азелаиновая, себациновая, метил-пара-оксибензойная, фенилуксусная и фенилпропионовая кислоты. Если смешать транс-децен-2-он-9-овую кислоту со смесью эфиров остальных кислот, содержащихся в секрете мандибулярных желез пчелиной матки, то эта смесь привлекает рабочих пчел и тормозит развитие их яичников. Необходимо также отметить, что действие маточного вещества на рабочих пчел оказывается неодинаковым при раздражении им дистантных обонятельных рецепторов, расположенных на усиках, и при раздражении контактных вкусовых рецепторов [28].

СТИМУЛЯТОРЫ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ И РАЗМНОЖЕНИЯ — ГАМОФИОНЫ

Гамофионами называются вещества, которые вызывают у других особей своего вида созревание половых желез, выделение наружу гамет, возбуждают процессы спаривания, а у живородящих животных влияют на наступление и течение беременности.

Самцы и самки некоторых многощетинковых червей выделяют в окружающую воду гамофионы, вызывающие созревание гамет (половых клеток) у особей другого пола.

Особенно наглядно их действие проявляется у видов семейства Nereidae, живущих на дне океана, но поднимающихся для размножения в поверхностные слои воды. Когда наступает время размножения, тело этих червей делится поперек на две части. Передняя половина сохраняет прежнее строение и остается на дне, а задняя, содержащая половые железы, образует длинные плавательные параподии и поднимается к поверхности океана. Мозг этих червей вырабатывает гормон, тормозящий созревание гонад (половых желез). Поскольку задняя половина червя отделяется от передней, в которой находится мозг, прекращается тормозящее влияние его гормона на половые железы. Хотя задняя половина червя восстанавливает головной конец тела, но в нем не образуется гормона, тормозящего созревание гонад. Последние быстро созревают. Половозрелые самки Nereis выводят гамофионы, стимулирующие самцов к выбрасыванию в воду зрелых сперматозоидов. Эти гамофионы обладают видовой специфичностью. Зрелые самцы другой полихеты (Grubea clavata) вместе со спермой выводят в воду гамофион, вызывающий у самок откладку яиц, которые прикрепляются к параподиям. При отсутствии этого гамофиона зрелые яйца остаются внутри полости тела самки, где вскоре гибнут.

У значительного числа видов насекомых самцы вырабатывают особые секреты, которые самки слизывают перед спариванием или во время спаривания. Содержащиеся в этих секретах гамофионы вызывают у самок либо половое возбуждение, либо малоподвижное состояние, облегчающие осуществление полового акта. Гамофионы самцов насекомых отличаются от эпагонов тем, что они действуют на контактные (вкусовые) хеморецепторы, а эпагоны — на дистантные (обонятельные) хеморецепторы. Иногда секреты самцов представляют для самок просто лакомую пищу и могут быть заменены различными веществами. Однако в большинстве случаев эти секреты выделяются в таких небольших количествах, что не имеют пищевого значения, а являются только специфическими стимуляторами полового поведения самки.

Наиболее примитивная форма предоставления секрета самца самке перед спариванием наблюдается у скорпионовых мух Panorpa. Мощно развитые слюнные железы самца вырабатывают секрет, быстро затвердевающий в виде небольших шаровидных телец. В дальнейшем ротовые части самца придают этим тельцам цилиндрическую форму. Перед спариванием и во время него самец предлагает их самке, которая съедает до семи таких телец. Однако, если кругом много пищевых веществ, самец не выделяет этот секрет.

У самцов сверчков-трубачиков (Oecanthus pellucens) выводные протоки трех пар трубчатых желез открываются на заднеспинке в особых ямках, покрытых длинными волосками. Перед половым актом самец поднимает вертикально крылья и открывает эти ямки. Самка начинает слизывать оттуда секрет, а самец подсовывает под нее свое брюшко и быстро подвешивает сперматофор к ее половому отверстию. Пока самка слизывает секрет с заднеспинки самца, сперматозоиды освобождаются из оболочек сперматофора и проникают в половые пути самки. После этого самка захватывает задней ногой опустевший сперматофор и съедает его.

Если ямки заднеспинки самца трубачика заклеить лаком и таким образом сделать невозможным поедание секрета, то самка быстро покидает самца и съедает сперматофор, еще заполненный сперматозоидами. Но если тщательно вымытые ямки заднеспинки самца наполнить медом, мармеладом или сахарным сиропом, то, пока самка слизывает эти сладкие вещества, сперматозоиды успевают проникнуть из сперматофора в ее половые пути. Следовательно, секрет трубчатых желез самцов трубачиков может быть заменен сладкими пищевыми веществами.

Иначе дело обстоит у других сверчковых, кузнечиковых и тараканов, у которых секреты самцов, слизываемые самками во время полового акта, содержат гамофионы. Эти секреты вырабатываются группами одноклеточных или более сложных желез, протоки которых открываются на разных тергитах груди или брюшка в особых ямках, покрытых волосками. Так, у пещерных сверчков (Troglophilus cavicola и T. neglectus) две пары железистых мешков, обычно наполненные секретом красного цвета, открываются между пятым и шестым и между шестым и седьмым тергитами брюшка. У самцов

оранжерейного кузнечика (Tachycines asynamorus) железы, вырабатывающие гамофион, открываются у заднего края первого тергита брюшка. Самцы многих тараканов (Blattella, Ectobius и других) обладают «дорзальными железами», секрет которых выделяется в углубления на одном или двух тергитах брюшка, называемые «тергальными ямками», откуда самки слизывают этот секрет перед началом полового акта.

На разных участках тела самцов жуков семейства Malachiidae имеются своеобразные железистые органы, называемые экситаторами[29]. Чаще всего они расположены в области лба в виде ямковидного углубления (головной орган) или на вершинах надкрылий (элитральный орган), где открываются протоки комплекса желез, вырабатывающих гамофионы. Экситаторы у этих жуков расположены таким образом, чтобы самка, захватив челюстями покровы самца, прикасалась бы к ним вершинами челюстных и губных щупиков, где находятся вкусовые рецепторы. Перед спариванием самец подставляет самке те участки своего тела, где расположены экситаторы, и самка «гложет» их челюстями. Очевидно, получаемые при этом механические и химические раздражения стимулируют самок к спариванию.

Половозрелые самцы пустынной саранчи (Schistocerca gregaria) вырабатывают вещество, значительно ускоряющее наступление полового созревания у других самцов и самок[30]. Сразу же после линьки окраска тела самцов этого вида светло-бурая или серая, а ног — розовая. В дальнейшем во время полового созревания в эпидермисе образуется желтый пигмент и окраска становится лимонно-желтой. Половозрелые «желтые» самцы начинают выделять гамофион. Это вещество вызывает наряду со стимуляцией полового созревания характерную двигательную реакцию у самцов, еще не достигших половой зрелости. Реакция эта выражается в дрожании всех щупиков, вибрации задних бедер и взмахах крыльев. Ее вызывает даже запах пробирки, в которой в течение некоторого времени перед тем находился желтый самец саранчи. Однако действия гамофиона только на обонятельные рецепторы, по-видимому, недостаточно для ускорения полового созревания. Для этого необходим более тесный контакт неполовозрелых особей с половозрелыми самцами, который создается в природных условиях

при образовании плотных скоплений, характерных для пустынной саранчи.

Самцы некоторых рыб выделяют в окружающую воду так называемый копулин, который может вызывать у самок созревание яичников, развитие вторичных половых признаков и появление характерных рефлексов, благоприятствующих оплодотворению. У самок горчака (Rhodeus amarus) копулин вызывает рост яйцеклада, действуя на него непосредственно, а не через гипофиз и яичники. Самки гуппи (Lebistes reticulatus) под влиянием копулина принимают характерное косое положение (под углом в 30—70° к горизонтальной плоскости), при котором видоизмененный анальный плавник (гоноподий) самца может легко достигнуть их полового отверстия. Прибавление в аквариум воды, в которой перед этим содержались самцы, вызывает одновременное принятие косого положения всеми половозрелыми самками гуппи. Один самец гуппи при температуре 27° С выделяет за сутки такое количество копулина, которое оказывает подобное воздействие на самок при разведении в 2,5 л воды. По-видимому, копулин является стероидом, близким по химическому строению к стероидным гормонам.

Выработка гамофионов, по-видимому, нередкое явление среди млекопитающих. Присутствие половозрелого самца оказывает большое влияние на состояние половой системы самок у стадных животных, причем немалую роль здесь играют телергоны, действующие на обонятельные рецепторы. Однако до сих пор специальные исследования по этому вопросу были произведены только на белых мышах.

Если содержать в каждой клетке по четыре самки мышей изолированно от самцов, то у них часто возникает состояние ложной беременности. При этом состоянии в организме самки происходит ряд изменений, характерных для истинной беременности, несмотря на отсутствие развивающихся зародышей. В данных условиях возникновение ложной беременности связано с действием запаха других самок. После удаления обонятельных луковиц у мышей, содержащихся в указанных условиях, ложной беременности не наступает.

При содержании самок мышей большими группами (по 30 в одной клетке) половые циклы у них становятся неправильными и в течение длительного времени не на-

ступает течки. Когда в клетку с такими самками помещают половозрелого самца, то это быстро приводит к нормализации половых циклов и наступлению течки у большинства самок. Раздражителем, вызывающим нормализацию половых циклов, служит запах самца.

Если самок, содержавшихся ранее группами, подсаживать поодиночке в клетку к самцу, то в 90% случаев спаривание происходит в течение ближайших 5 ночей (46% самок спариваются в третью ночь после подсадки). Последующее пребывание в одной клетке с этим самцом не оказывает влияния на течение наступившей беременности. Если же самку в первые пять суток после оплодотворения пересадить к другому самцу, то в ближайшие три-четыре дня беременность прекращается и наступает течка, во время которой происходят спаривание и новое оплодотворение. Чтобы вызвать прекращение беременности у большинства самок мышей, необходимо их пребывание в клетке чужого самца не менее двух суток, но для некоторых самок для этого достаточно уже 12 час. При этом даже не требуется непосредственного контакта с чужим самцом, а достаточно его запаха (беременность у мышей прекращается при пересадке в клетку, в которой незадолго до того содержались чужие самцы).

Маловероятно, чтобы каждый самец мыши вырабатывал особое пахучее вещество. Скорее всего, у разных самцов несколько пахучих веществ вырабатываются в неодинаковых количественных соотношениях, что и обусловливает «индивидуальность» запаха, воспринимаемую обонятельными рецепторами самки.

Английские ученые А. Паркс и Г. Брюс[31] провели экспериментальный анализ механизма прекращения беременности у самок мышей под влиянием запаха чужого самца. Они установили, что раздражение обонятельных рецепторов этим запахом тормозит поступление из гипофиза в кровь пролактина, стимулирующего секрецию прогестерона — гормона желтых тел. Если оплодотворенным самкам мышей ежедневно вводить по 10 ед. пролактина или по 1 мг прогестерона, то беременность сохраняется, даже если держать их в течение трех суток в одной клетке с чужими самцами.

Очевидно, гамофионы могут оказывать особенно сильное влияние на состояние половых желез и половые циклы у взрослых самцов и самок тех видов млекопитающих, в

жизни которых обонятельные раздражители играют более важную роль, чем зрительные, слуховые и осязательные. У таких животных, называемых макросматиками, особенно хорошо развиты обонятельная область слизистой оболочки носовой полости и обонятельные доли мозга. Запахи гамофионов служат для них наиболее важными эколого-сексуальными раздражителями[32].

Естественно, возникает вопрос, играют ли гомотелергоны какую-либо биологическую роль в жизни человека. Дать определенный ответ на этот вопрос в настоящее время нельзя, так как в этом направлении еще не проводилось специальных исследований. Не исключена возможность, что запах некоторых апокриновых желез мужчины и женщины оказывает действие на организм взрослых людей противоположного пола. Однако человек, как и высшие обезьяны, относится к микросматикам, у которых сравнительно слабо развиты обонятельная область слизистой оболочки носовой полости и обонятельные доли мозга. У человека и обезьян, в противоположность макросматикам, зрение и осязание играют в жизни гораздо более важную роль, чем обоняние.

Недавно установлено, что у людей существуют значительные половые различия в отношении способности воспринимать запахи определенных веществ. Например, по данным французского ученого Ле Маньяна[33], запах экзальтолида (синтетического лактона 14-гидрокситетрадекановой кислоты, применяемого в парфюмерной промышленности в качестве фиксатора) ясно воспринимается только половозрелыми женщинами. Девочки до достижения половой зрелости не чувствуют этого запаха, так же, как и все лица мужского пола. Однако взрослый мужчина после введения ему женского полового гормона начал чувствовать запах экзальтолида, а также запахи некоторых стероидных веществ, которые до этого им не воспринимались.

Следует иметь в виду, что обонятельные раздражители вызывают не только субъективные ощущения определенного запаха, но также могут вызывать через центральную нервную систему определенные рефлекторные изменения деятельности внутренних органов даже без возникновения субъективных обонятельных ощущений. Некоторые из этих реакций осуществляются через гипофиз, т. е. при участии гормонального звена.

ХИМИЧЕСКИЕ ВОЗБУДИТЕЛИ ПОВЕДЕНИЯ — ЭТОФИОНЫ

Этофионы вызывают у животных характерное поведение и проявление определенных инстинктов. Особенно велико биологическое значение таких веществ для общественных насекомых, у которых они играют важную роль в обеспечении координации действий особей одной семьи.

Следует отметить, что некоторые гомотелергоны, отнесенные на основании их главного биологического действия к другим группам этих веществ, могут одновременно действовать и как этофионы. Например, секрет мандибулярных желез пчелиной матки, подавляющий развитие яичников у рабочих особей медоносной пчелы, одновременно побуждает этих пчел кормить матку и ухаживать за ней, а также тормозит инстинкт строительства новых маточных ячеек (маточников). Многие гамофионы, стимулирующие созревание половых желез у особей противоположного пола, одновременно вызывают у них проявление половых инстинктов. Торибоны, вызывающие бегство или активную оборону, в определенных концентрациях могут иначе влиять на поведение животных.

Однако основное биологическое значение многих телергонов заключается именно в вызывании у других особей своего вида определенного поведения и характерных инстинктов, которые, как правило, без этих веществ вообще не проявляются. Такие телергоны относятся к этофионам.

Личинки муравьев вырабатывают телергоны, стимулирующие взрослых рабочих особей кормить и оберегать их (рис. 18). Рабочие муравьи жадно слизывают этофионы с хитиновых покровов личинок. У многих видов муравьев личинки при действии прямого света и сухости воздуха перестают выделять эти вещества. Поэтому рабочие муравьи сразу переносят их из подвергшихся освещению и более сухих частей муравейника в темные и более влажные.

Особенно наглядно действие этофионов личинок на поведение взрослых насекомых проявляется у американских кочевых муравьев — эцитонов (например, у Eciton hamatum). Походы этих муравьев продолжаются в течение 18—19 ночей и чередуются с периодами многодневной оседлой жизни семьи. Такое чередование связано с выра-

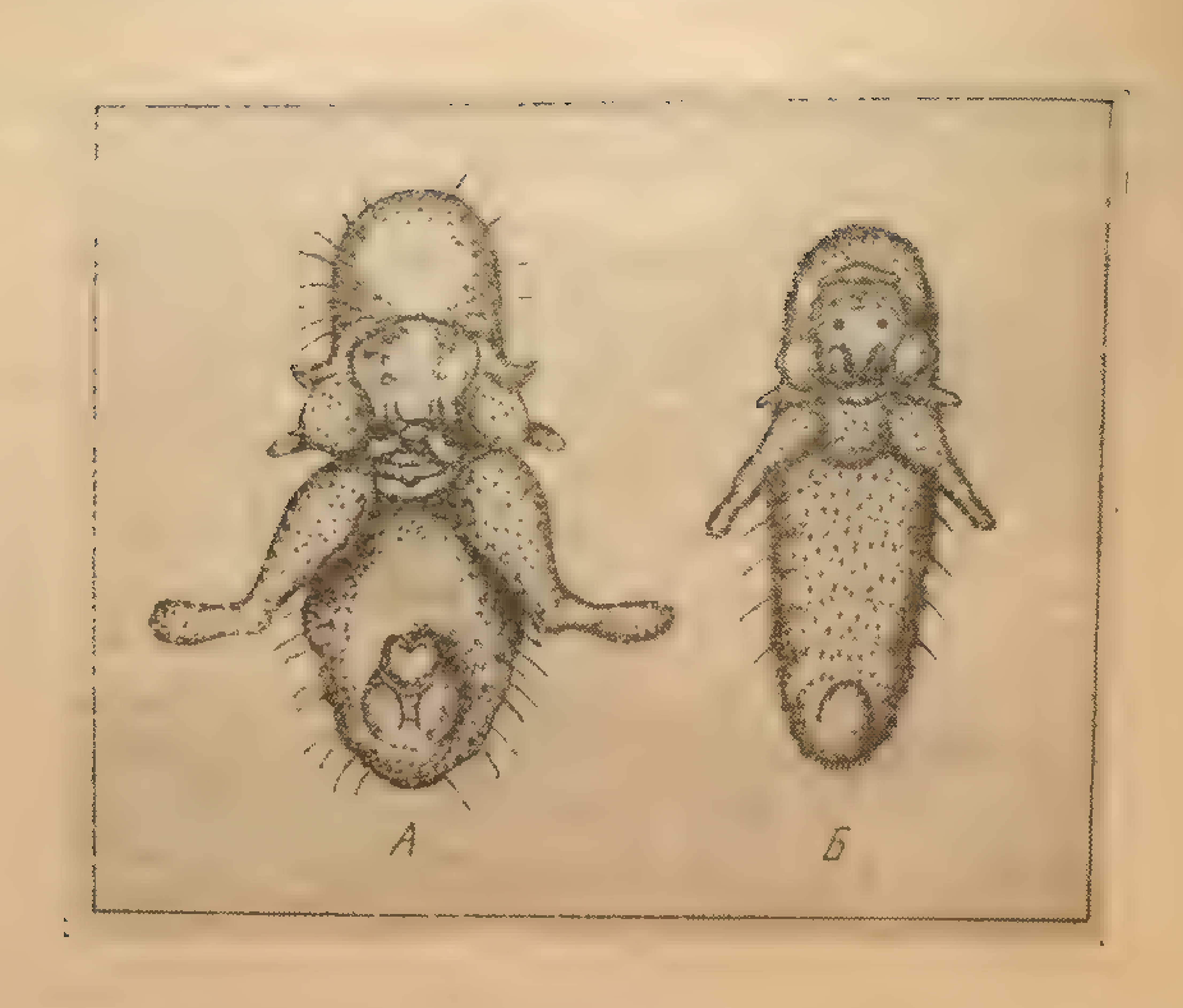


Рис. 18. Личинки муравья Pachysima с вентральной стороны (по Уилеру)

А — личинка первой стадии; *Б* — личинка второй стадии (изображена при меньшем увеличении). Вокруг головы личинок видны эксудатории, выделяющие телергоны

боткой личинками среднего и старшего возраста этофиона, слизываемого несущими их муравьями; это вещество стимулирует эцитонов к странствующему образу жизни. Еженочные переходы происходят до тех пор, пока личинки продолжают его вырабатывать. После 18 или 19 ночных переходов личинки готовы к окуклению и перестают выделять этофион. Колонна эцитонов устраивает многодневную стоянку, в первые же часы которой личинки окукливаются. В дальнейшем только муравьи-фуражиры отправляются на охоту за пищей, а большая часть семьи остается на месте. Рабочие особи слизывают телергоны самки и усиленно откармливают ее, в результате чего брюшко самки увеличивается в несколько раз. Самка приступает к откладке яиц, постепенно становясь все более и более плодовитой. Когда из яиц вылупляются личинки, значительная часть муравьев переключается на их облизывание и кормление. Это приводит к тому, что самка быстро худеет и вскоре перестает откладывать яйца.

За это время из куколок успевают выйти молодые муравьи, а большая часть личинок достигает среднего возраста и начинает вырабатывать этофион, стимулирующий взрослых муравьев к переходу от оседлого к кочевому образу жизни. Очевидно, это вещество передается муравьями, облизывающими личинок, другим особям и оказывает влияние на всю семью. Муравьи выстраиваются в колонну и, держа личинок в челюстях, снимаются со стоянки — уходят странствовать.

Поверхность тела всех муравьев покрыта телергонами, выделяемыми железами груди, которые позволяют муравьям различать по запаху обитателей своего и других муравейников, даже принадлежащих к одному виду. По этому запаху муравьи отличают «своих» от «чужих». Запах своего телергона побуждает муравьев облизывать, чистить и кормить друг друга. Но достаточно вымазать муравья чужим телергоном, чтобы он сразу был изгнан из своего муравейника.

Когда муравей погибает, то запах своих телергонов побуждает других муравьев в течение некоторого времени чистить его и обращаться с ним как с живым, несмотря на его неподвижность. Однако вскоре эти телергоны подвергаются химическим изменениям и превращаются в другие — трупные вещества, вызывающие у остальных муравьев иную реакцию, которую можно назвать похоронной. Рабочие особи выносят трупы погибших муравьев из муравейника и кладут их на некотором расстоянии в кучу мусора. Если вымазать живого муравья этими трупными веществами, то остальные муравьи поступают с ним как с мертвым и, несмотря на оживленные движения, выносят его из муравейника на «свалку». Вымазанный муравей немедленно пытается вернуться в свой муравейник. Но там его вновь хватают рабочие муравьи и устраивают ему новые «похороны». Так продолжается до тех пор, пока этот муравей не погибнет или пока с поверхности его тела не сотрутся трупные вещества, запах которых вызывает похоронные действия остальных муравьев.

Вообще в жизни муравьев химические раздражители играют значительно более важную роль, чем световые, звуковые и многие другие. В разных частях тела муравьев расположены многочисленные железы, вырабатывающие различные телергоны (рис. 19). По мнению

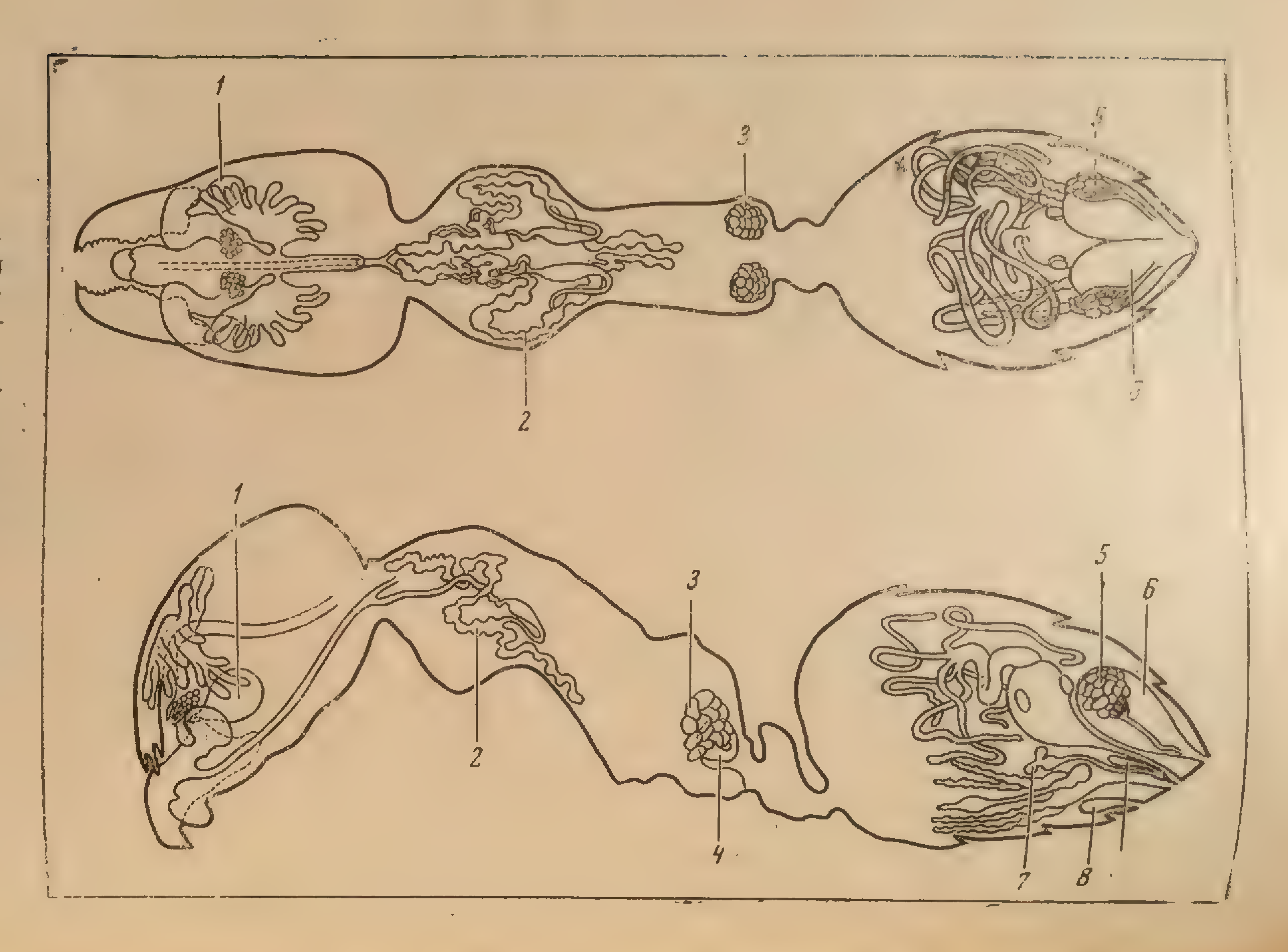


Рис. 19. Железы внешней секреции рабочей особи муравья, вырабатывающие телергоны (по Вильсону)

1 — резервуар мандибулярной железы; *2* — нижнегубная железа; *3* — метаплевральная железа; *4* — резервуар метаплевральной железы; *5* — анальная железа; *6* — резервуар анальной железы; *7* — ядовитая железа; *8* — железа Павана; *9* — железа Дюфура

американского зоолога Э. Вильсона, для полной организации согласованной деятельности муравьев одной семьи достаточно всего 10 разных телергонов, которые отдельно или в разных комбинациях могут обеспечить все характерные формы поведения данного вида. Выделение телергонов у муравьев и других общественных насекомых представляет собой как бы своеобразный «химический язык». Запахи телергонов служат для них сигналами к определенным действиям.

Мальки аквариумной рыбки Hemichromis bimaculatus выделяют в окружающую воду этофион, вызывающий у половозрелых самцов и самок своего вида характерную реакцию заботы о потомстве, связанную с его защитой. Взрослые рыбы яростно защищают участок аквариума, где плавают мальки. Для осуществления такой реакции даже при отсутствии мальков достаточно, чтобы в данное место попала вода, в которой содержались мальки, выделяющие этофион. Мальки начинают вырабатывать это вещество сразу же после выклевывания из икринок и продолжают выделять его в воду в течение трех недель. После того как мальки прекращают выделять этофион, у их родителей исчезает реакция заботы о потомстве. Однако можно вызывать возобновление этой реакции, добавляя родителям воду, в которой содержались более молодые мальки.

ЛАКОМЫЕ СРЕДСТВА ОБМАНА — ЛИХНЕВМОНЫ

Лихневмонами называются вещества, которые вырабатываются специальными железами мирмекофилов или термитофилов (постоянных обитателей муравейников и термитников) и вызывают у муравьев и термитов определенное поведение, а иногда оказывают на них возбуждающее или наркотическое действие. Эти вещества нельзя рассматривать как пищевые, так как они вырабатываются в очень небольших количествах и не могут служить в качестве энергетических ресурсов. Этим они резко отли-

чаются от сахаристых выделений тлей и червецов, которые также слизываются муравьями, но служат для них пищей.

Лихневмоны вырабатываются самками таких видов муравьев, у которых нет своих рабочих особей. Эти самки живут в муравейниках других видов муравьев, рабочие особи которых, слизывая их телергоны, кормят и ухаживают за ними и их потомством.

Ярким примером такого рода отношений может служить самка муравья Wheeleriella santschii, живущая в муравейниках другого вида муравьев — Monomorium salomonis. Эта самка сразу после оплодотворения обламывает свои крылья и заползает в муравейник Monomorium. Вырабатываемый ею лихневмон привлекает там рабочих особей, которые его слизывают. Они начинают ухаживать за самкой, за отложенными ею яйцами и вышедшими из них личинками, а затем — за куколками и появляющимися из них взрослыми муравьями. Вскоре рабочие особи становятся явно враждебными к находящейся в муравейнике половозрелой самке своего вида и даже убивают ее. Таким образом, самка Wheeleriella становится единственной яйцекладущей самкой в муравейнике Monomorium. Очевидно, ее телергон привлекает рабочих особей Monomorium подобно гомотелергону половозрелой самки своего вида или даже сильнее его. Вследствие этого самки предков муравьев Wheeleriella santschii стали жить и размножаться в муравейниках Monomorium salomonis, что постепенно привело к исчезновению собственных рабочих особей у первого вида (из куколок выходят только половые особи) и к тесной связи его биологии со вторым видом.

В муравейниках дернового муравья (Tetramorium caespitum) могут жить половые особи других видов муравьев (Anergates atratulus и Teleuteromyrmex schneideri), не имеющих рабочих особей. Оплодотворенная самка Anergates обладает очень большим брюшком, а самцы лишены крыльев и внешне напоминают личинок. Самка Anergates проникает в муравейник Tetramorium, лишившийся по тем или иным причинам собственной самки. Ее телергон, по-видимому, заменяет хозяевам муравейника гомотелергон самки своего вида, который они раньше слизывали. Возможно, что в данном случае мы имеем перед собой явление вкусовой мимикрии, когда гетеротелер-

гон чужого вида муравьев неотличим по вкусу от гомотелергона самки вида, являющегося хозяином муравейника.

Самки и самцы Teleuteromyrmex schneideri очень маленькие и лишены способности самостоятельно питаться. Обычно они прикрепляются к телу половозрелой самки дернового муравья и «выпрашивают» пищу у рабочих особей, ухаживающих за ней. Рабочие особи дернового муравья усердно облизывают самок и самцов Teleuteromyrmex, слизывая с их покровов выделенный лихневмон.

Рабочие особи некоторых муравьев также могут вырабатывать лихневмоны. Муравьи Megalomyrmex symmetochus, питающиеся грибами, не разводят их сами, а забирают в муравейниках одного из грибоблаговодящих видов муравьев (Sericomyrmex amabilis). Хозяева этого муравейника не нападают на заползающих к ним Megalomyrmex, а тщательно облизывают поверхность их тела, покрытого сравнительно толстыми волосками, у основания которых открываются железы, вырабатывающие лихневмон.

Лихневмоны образуются в специальных железах многих мирмекофильных жуков (относящихся к семействам Paussidae, Staphylinidae, Pselaphidae, Nitidulidae и Histeridae). Лучше всего изучены такие мирмекофильные железы у жуков семейства Paussidae. Эти одноклеточные железы расположены большими группами на определенных участках головы, переднегруди, надкрылий и брюшка. Проток каждой железы открывается наружу изолированно, не соединяясь с протоками соседних желез. Участки поверхности тела, где открываются протоки мирмекофильных желез, густо покрыты длинными волосками (трихомами). Секрет желез представляет густую жидкость, которая вследствие капиллярности поднимается к верхнему концу волосков, откуда слизывается муравьями.

У мирмекофильных стафилинид Lomechusa и Atemeles группы одноклеточных желез расположены в боковых частях трех передних тергитов брюшка, где имеются пучки длинных рыжих волосков. Слизывая секрет, содержащий лихневмоны, муравьи кормят этих жуков и их личинок, отрыгивая им в рот пищу из зобика. Частое слизывание муравьями лихневмонов мирмекофильных стафилинид приводит к нарушению нормального питания муравьиных личинок. Рабочие муравьи отдают лучший корм мирмекофилам, обделяя яйцекладущих самок и

личинок. Иногда они даже скармливают жукам муравьиные яйца. Личинки муравьев, которые должны были развиваться в половозрелых самок, в результате ненормального питания превращаются в так называемых интеркастов, представляющих собой как бы промежуточные формы между самками и рабочими особями. Интеркасты остаются бесплодными. В муравейнике прекращается появление нормальных крылатых самок и через некоторое время он гибнет.

Среди термитофилов лихневмоны вырабатывают личинки жужелиц Orthogonius schaumi, взрослые жуки из семейств Staphylinidae и Rhyssopaussidae, мухи семейства Termitoxeniidae и некоторые другие. Выделение лихневмонов на поверхность тела термитофилов обычно происходит через простые поры, около которых нет специальных волосков, как у мирмекофилов. Только в сравнительно редких случаях для выделения лихневмонов имеются специальные образования в виде эксудационных почек или особых придатков. Так, например, у термитофильных стафилинид Spirachtha и Corotoca сильно вздутое и запрокинутое кверху брюшко несет три пары мягких расчлененных отростков, несколько напоминающих своим внешним видом конечности и называемых эксудаториями (рис. 20). Лихневмон, слизываемый термитами, выделяется на поверхность эксудаториев.

Причиной сильного вздутия брюшка (физогастрии) термитофильных насекомых, по-видимому, являются благоприятные последствия увеличения поверхности тела, на которой происходит выделение лихневмонов. Обычно термитофилы с сильно увеличенным брюшком живут внутри «родительской» камеры, где находятся половозрелые самка и самец термитов, или поблизости от этой камеры. Возможно, что лихневмоны этих термитофилов напоминают своим запахом и вкусом гомотелергоны половых особей термитов и поэтому так сильно привлекают рабочих особей. В некоторых случаях термитофилы даже могут съедать «царицу» термитов и сами занимать ее место в термитнике. Например, личинки жужелицы Orthogonius schaumi очень напоминают обликом маленьких самок термита. Они живут в родительских камерах термитников, в которых нет самки и самца. Термиты кормят личинку жужелицы как собственную половозрелую самку. Однако кроме этой пищи кишечник личинки содер-

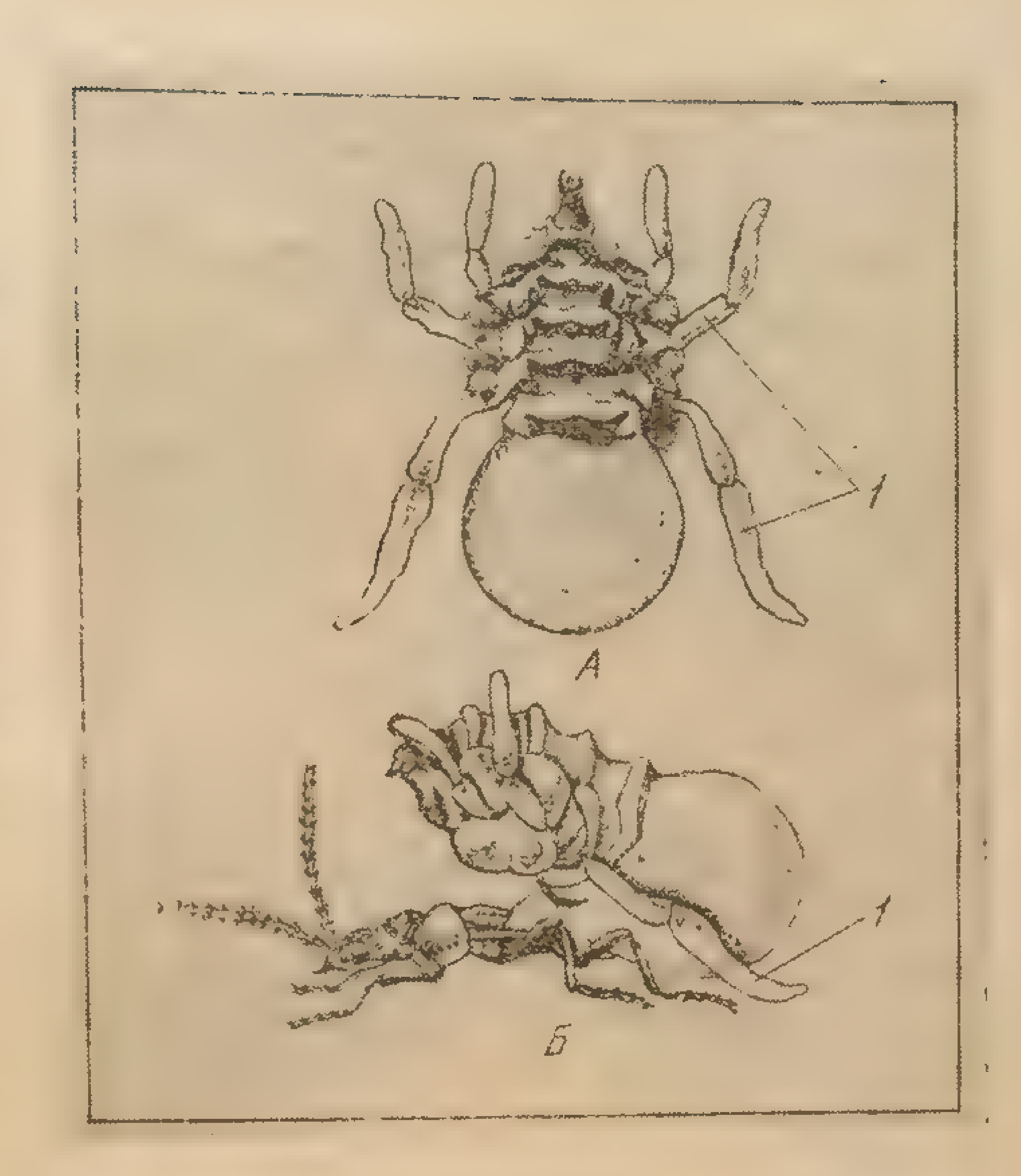


Рис. 20. Термитофильный жук Spirachtha eurymedusa (по Шьёдте)

А — вид сверху; *Б* — вид сбоку. *1* — эксудатории — придатки последних сегментов брюшка, вагнутого кверху и направленного вершиной вперед. Сверху их очень легко ошибочно принять за ноги

жит остатки многочисленных термитов, съеденных ею. Было высказано предположение, что личинка этой жужелицы начинает свою деятельность в термитнике с того, что убивает и съедает половозрелую самку термитов.

Выработка лихневмонов у мирмекофилов и термитофилов возникла первоначально, вероятно, вследствие того, что секреты их желез были сходны по запаху или вкусу с гомотелергонами, выделяемыми половыми особями или личинками тех муравьев и термитов, в чьих постройках они поселялись. Муравьи и термиты облизывали и кормили особенно часто тех сожителей, телергоны которых оказывались для них особенно привлекательными или выделялись обильнее. Сожители с менее привлекательными или скудными кожными секретами оставлялись без внимания или преследовались и уничтожались. В результате такого отбора, производившегося в течение десятков тысячелетий, определенные мирмекофилы и термитофилы сейчас вырабатывают лихневмоны, чрезвычайно сильно привлекающие муравьев и термитов. У них возникли замечательные приспособления и инстинкты, вызывающие удивление исследователей жизни насекомых.

ХИМИЧЕСКИЕ СРЕДСТВА ЗАЩИТЫ — АМИНОНЫ

Аминонами называются вещества, вырабатываемые животными для защиты от врагов. Одни из них обладают отталкивающим запахом, другие — раздражающими свойствами, третьи являются сильно действующими ядами и могут вызвать временный паралич или даже смерть нападающего врага.

Аминоны вырабатываются очень многими животными, принадлежащими к разным классам. К аминонам относятся ядовитые и отпугивающие вещества, образующиеся в кожных железах двупарноногих многоножек (Diplopoda) и многочисленных насекомых, в ядовитых педицилляриях морских ежей, ядовитых железах рыб, снабженных колющими приспособлениями для введения яда в тело врага (колючие лучи плавников, шипы на жаберной крышке), в мешотчатых кожных железах амфибий и т. д.

У двупарноногих многоножек аминоны вырабатываются в парных железах, расположенных метамерно на многих сегментах тела. Каждая такая железа представляет собой пузырек, образованный одним слоем эпителиальных клеток, и имеет выводной проток, открывающийся на спинной стороне сегмента и снабженный специальным замыкательным аппаратом. В случае опасности многоножки сворачиваются в кольцо и выпускают из отверстий протоков этих желез молочно-белую или желтоватую жидкость с сильным и стойким запахом. Выдавливание этой жидкости или выбрызгивание ее на некоторое расстояние происходит благодаря давлению на железу гемолимфы и соседних мышц при скручивании тела многоножки. Защитные секреты некоторых многоножек (Fontinaria gracilis и F. virginica) пахнут горьким миндалем, так как содержат синильную кислоту, освобождающуюся при расщеплении ее мало ядовитого соединения с глюкозой и куминальдегидом. У других многоножек эти секреты содержат различные хиноны, паракрезол или йод. Мексиканские индейцы и племена Малайского полуострова при-

меняли яды некоторых двупарноногих многоножек для отравления наконечников стрел.

Чрезвычайно разнообразны по месту образования, химическому составу и фармакологическому действию аминоны, вырабатываемые насекомыми. Многие насекомые, схваченные или преследуемые врагом, выделяют на разных местах тела пахучие или раздражающие секреты. Эти секреты либо просто вытекают на поверхность их тела, либо могут выбрызгиваться на определенное расстояние. Некоторые жуки, клопы, палочники, тараканы и уховертки направляют выбрызгиваемую струю аминона в сторону врага и могут до известной степени изменять направление этой струи при его передвижении.

Железы, вырабатывающие аминоны, расположены у насекомых на голове, груди или брюшке и очень разнообразны по морфологическому строению. Как правило, они многоклеточные и расположены в стенках мешковидного резервуара, внутри которого накапливается защитный секрет. Иногда железы имеют вид одной или нескольких гроздевидных групп клеток, сообщающихся с резервуаром выводными протоками. Выведение секрета наружу происходит с помощью различных механизмов. Резервуар железы, содержащий аминоны, может опорожняться благодаря сокращению специальных мышц или вследствие повышения давления крови (гемолимфы) в окружающем пространстве. Иногда действуют оба этих фактора.

Большинство жужелиц в случае опасности выделяет секрет пигидиальных желез, обладающий резким специфическим запахом. У одних жужелиц (Carabus, Abax, Pterostichus и Apotomopterus) этот секрет содержит 87—94% метакриловой кислоты и 6—13% тиглиновой кислоты, у других (Pseudophonus, Harpalus, Calathus, Acinopus и Carterus) — 75% муравьиной кислоты, а у жужелицы Chlaenius cordicollis — мета-крезол. У жуков-бомбардиров (Brachinus) по бокам анального отверстия открываются пигидиальные железы, секрет которых при соприкосновении с воздухом взрывается с треском, образуя облачко раздражающего дыма. Этот секрет состоит из смеси пара-бензохинона и 2-метил-1,4-хинона, которая непосредственно перед выбрасыванием из резервуара железы окисляется перекисью водорода при участии ферментов. Взрывающийся секрет пигидиальных желез жука Се-

rapleurus quattuormaculatus содержит йод и обладает сильными раздражающими свойствами.

Жуки-плавунцы выделяют между головой и переднеспинкой молочно-белую жидкость, сильно пахнущую миндалем и лакрицей. Пигидиальные железы плавунца



Рис. 21. Жук-медляк, выделяющий защитный секрет (из Брема)

(Dytiscus) вырабатывают смесь бензойной кислоты с двумя близкими веществами (метиловый эфир пара-гидрокси-бензойной кислоты и пара-гидрокси-бензойный альдегид). Жуки-стафилины при опасности поднимают кверху свое брюшко, между предпоследним и последним сегментами которого выворачивается наружу пара желез, вырабатывающих отпугивающее пахучее вещество. Многие жуки-чернотелки (Tenebrionidae) при приближении врага принимают характерную позу: упираются головой в землю и, выпрямив задние ноги, становятся под вертикальным углом, направив вершину брюшка в сторону врага (рис. 21). В секрете пигидиальных желез различных жуков-чернотелок содержатся 2-метил-1,4-хинон и 2-этил-1,4-хинон, иногда пара-бензохинон или дру-

гие хиноны. Личинка тополевого листоеда (Melasoma populi) выделяет из девяти пар кожных желез секрет, содержащий альдегид салициловой кислоты, который вызывает гибель других насекомых.

У некоторых тараканов аминоны вырабатываются железами, открывающимися в особые мешковидные расширения трахей, идущих ко второй паре дыхалец брюшка и связанных узкими трубочками с боковыми трахейными стволами. Вторая пара дыхалец брюшка имеет клапаны, которые открывают и закрывают дыхальца благодаря сокращениям двух специальных мышц. Обычно эти дыхальца закрыты и открываются только тогда, когда таракану угрожает какая-нибудь опасность. При этом выдыхаемый воздух из боковых трахейных стволов проходит через указанные мешковидные расширения, и выделяемые там аминоны выводятся наружу через вторую пару дыхалец. Если раздражать тараканов некоторых видов (например, Diploptera punctata или Leucophaea maderae), то ощущается своеобразный запах аминона, исходящий от второй пары дыхалец брюшка.

У взрослых клопов две пахучие железы, вырабатывающие аминоны, обычно расположены в вентральной части средне- и заднегруди. Каждая железа состоит из разветвляющихся трубочек и выводит секрет через широкий собирательный канал в особый резервуар. Нередко секрет обоих пахучих желез попадает в большой общий резервуар, занимающий в ширину почти всю заднегрудь и заходящий даже в брюшко. Стенка этого резервуара выстлана эпителием, содержащим красный пигмент, и лишена мышечных клеток. На верхней и нижней стенках резервуара расположены парные поля железистых клеток, представляющие собой придаточную железу, называемую почковидным органом. Резервуар открывается наружу выводным протоком на нижней поверхности заднегруди вблизи от места прикрепления задних тазиков (рис. 22, *Б*).

У личинок клопов пахучие железы имеют вид непарных мешков, открывающихся наружу по средней линии на двух или трех следующих друг за другом тергитах брюшка (рис. 22, *А*). Железистые клетки находятся лишь в нижней стенке мешка, а верхняя его стенка образована обычными покровными (гиподермальными) клетками. Выделение секрета наружу происходит благодаря сокращению специальных мышц.

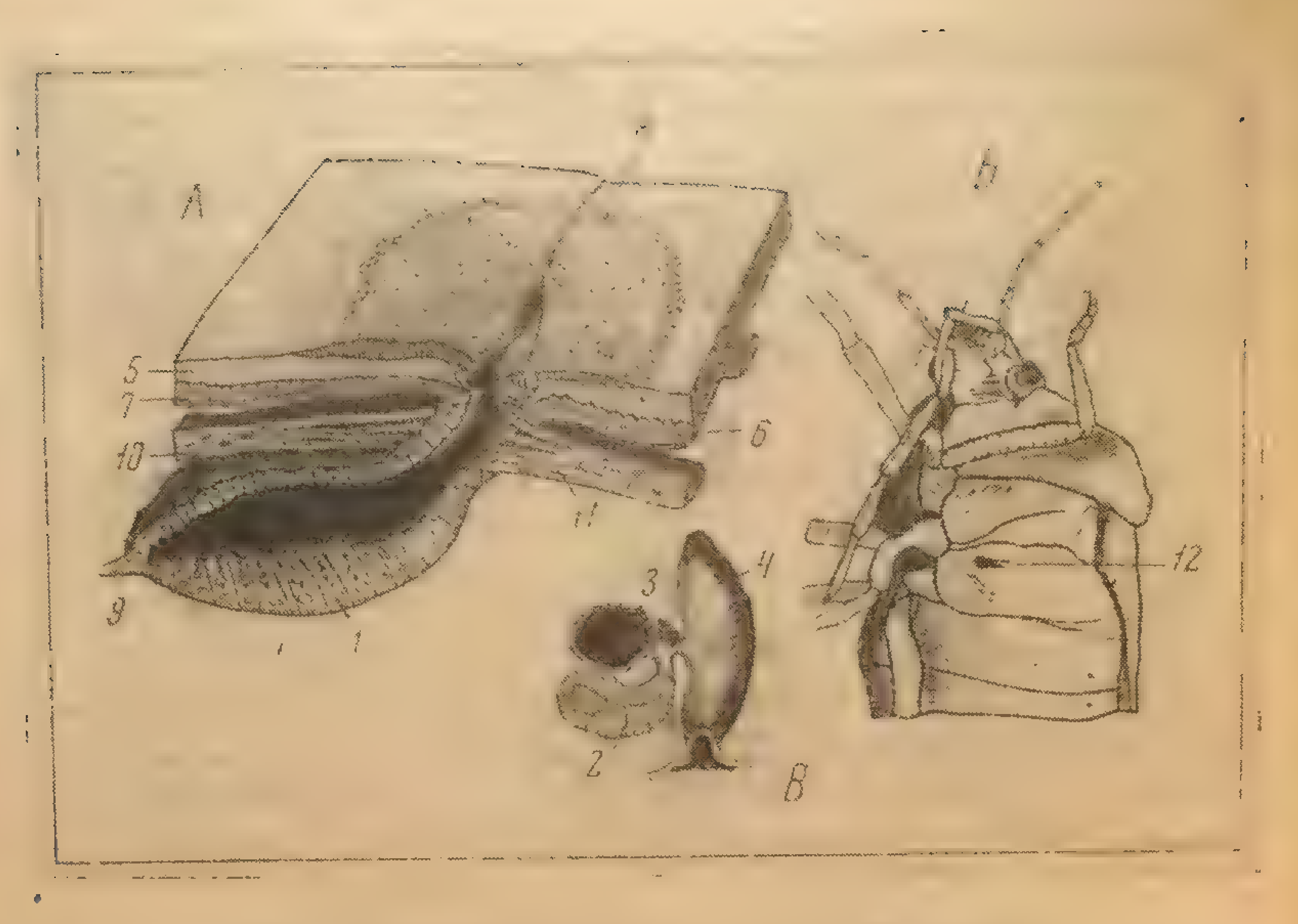


Рис. 22. Пахучие железы клопов (из Шванвича)

А — железа личинки клопа-солдатика; *Б* — отверстие выводного протока железы клопа Palomena prasina; *В* — железа взрослого клопа-солдатика; *1* — железа; *2* — резервуар; *3* — запирательный конус; *4* — выводная камера; *5* — кутикула; *6* — гиподерма; *7* — основная перепонка; *8* — пигментированное поле; *9* — мышца, суживающая просвет железы; *10—11* — мышцы, раскрывающие отверстие железы; *12* — отверстие железы

Защитные секреты клопов представляют собой смесь из нескольких ненасыщенных альдегидов и н-тридекана. Аминон клопа Scaptocoris divergens содержит пропенал, пропанал, бутанал, пентенал, гексенал, гептенал, октенал, фуран, метилфуран, метилхинон и другие хиноны. Клопы выделяют свой защитный секрет таким образом, чтобы он покрывал всю их спинную сторону тела, смачивают секретом ноги и ногами наносят его на поверхность тела врага. Иногда они выбрызгивают струю секрета, точно нацеливая ее на нападающего врага.

Аминоны клопов являются для насекомых сильными ядами, проникающими в ткани через хитиновые покровы тела и стенки трахей. Они вызывают паралич, а в больших дозах — смерть насекомых. По данным немецкого энтомолога Г. Ремольда [34], при прогрессирующем отравлении насекомых аминонами клопов последовательно на-

блюдаются следующие явления: насекомое производит сильные защитные движения; нарушается координация движений ног; наступает парез отдельных конечностей; сильный парез конечностей сопровождается «волочением» брюшка; насекомое не может сохранять равновесие; способность к движениям сохраняют только отдельные членики конечностей; наступает полный паралич.

Во многих случаях аминоны оказываются ядовитыми не только для врагов, но и для вырабатывающих их насекомых. Тогда эти вещества физиологически изолированы от остальных тканей насекомого внутри желез, их резервуаров и выводных протоков. В железистых клетках, образующих аминоны, имеются нежные внутриклеточные кутикулярные канальцы, по которым защитный секрет вытекает из клетки наружу, но не может проникнуть в обратном направлении (рис. 23). Стенки резервуаров и выводных протоков также непроницаемы для ядовитых секретов. Иногда ядовитое вещество образуется внутри общего резервуара желез из нескольких сравнительно безвредных компонентов, каждый из которых вырабатыва-

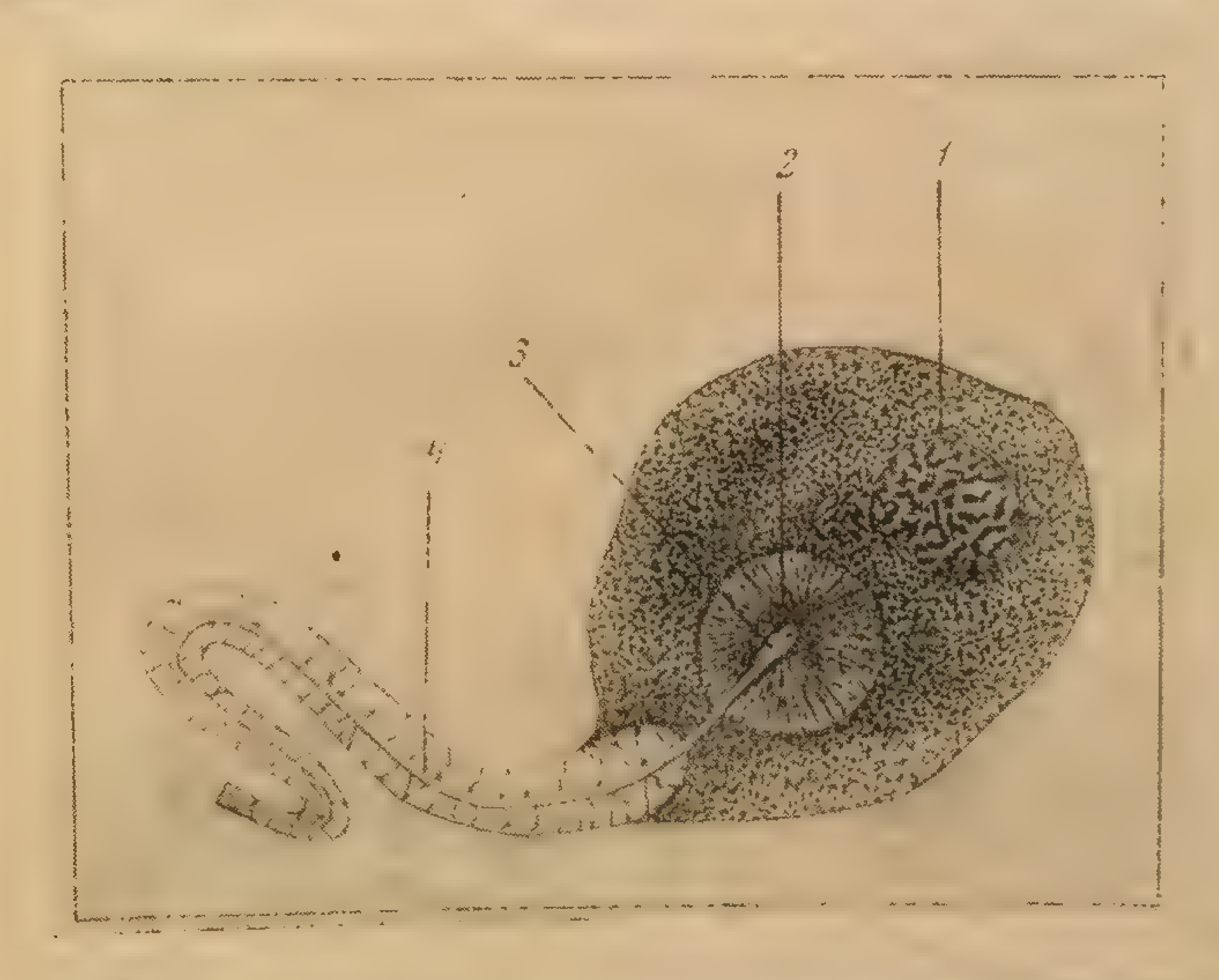


Рис. 23. Железистая клетка жука-медляка, вырабатывающая защитный секрет (по Джильсону)

1 — ядро; *2* — плазматическая зона, вырабатывающая секрет; *3* — расширенное начало выводного канала; *4* — хитиновый внутриклеточный канал

ется особыми железистыми клетками. Нередко насекомые, выбрызнув ядовитый секрет на врага, сами сразу же убегают. Если же поместить их в закрытую пробирку, на стенках которой имеются капли этого секрета, то они вскоре погибают.

Покровы клопов непроницаемы для смачивающих их аминонов благодаря свойствам цементного слоя их кутикулы. Аминоны не проникают в трахеи клопов, так как вокруг дыхалец заднегруди имеются особые грибовидные выросты кутикулы, предотвращающие затекание туда ядовитого секрета.

Выработка одинаковых защитных веществ установлена не только у насекомых из разных отрядов, но и у членистоногих, относящихся к различным классам. Так, например, одинаковые хиноны содержатся в защитных секретах жуков, тараканов, уховерток, двупарноногих многоножек и сенокосцев. Муравьиная кислота вырабатывается муравьями, некоторыми жужелицами и гусеницами бабочек-хохлаток (Notodontidae), гексенал — определенными видами клопов и тараканов.

У некоторых насекомых есть специальные приспособления для введения раздражающего защитного секрета в тело врага. Так, например, у гусениц походных шелкопрядов (Eupterotidae) на спинной стороне сегментов брюшка имеются ярко окрашенные возвышения («зеркальца») со скоплениями одноклеточных желез. Протоки этих желез открываются у основания длинных и хрупких волосков, которые легко обламываются и вкалываются в кожу врага, внося туда раздражающий секрет. Муравьи, лишенные жала, вводят муравьиную кислоту или другие вещества, служащие им для защиты, в места укусов, нанесенных челюстями.

Раздражающее, отпугивающее или ядовитое действие на врагов оказывает гемолимфа (кровь) некоторых жуков, двукрылых, перепончатокрылых и прямокрылых. У этих насекомых при появлении опасности гемолимфа выступает каплями на определенных участках поверхности тела, а иногда даже выбрызгивается на некоторое расстояние. Нередко у таких насекомых имеются особые отверстия (целомопоры) для вытекания гемолимфы наружу, но чаще тонкий хитиновый покров просто прорывается на определенных местах (у жука Telephorus по краю надкрылий, у мухи Hilara между члениками усиков). Особенно

распространено высачивание наружу гемолимфы среди жуков (многие виды семейств Chrysomelidae, Meloidae, Coccinellidae и Endomychidae), пилильщиков и прямокрылых. У прямокрылого Eugaster guyoni гемолимфа выбрызгивается из отверстий между тазиками и вертлугами на расстояние до 50 см.

Гемолимфа личинок жуков-листоедов Diamphidia simplex и Blepharida evanida обладает настолько сильным ядовитым действием, что южноафриканские племена пользовались экстрактами из этих личинок для отравления наконечников стрел. Экстракт из одной личинки Diamphidia, весящей 120 мг, может убить 200 кроликов. Взрослые жуки этого вида не обладают такой ядовитостью, но у листоеда Blepharida evanida сильно ядовита и гемолимфа взрослых жуков.

В мешотчатых кожных железах многих видов амфибий вырабатываются аминоны, которые обладают характерным отталкивающим запахом, раздражают или ядовиты для других животных при попадании на их слизистые оболочки или в кровь. Секреция этих желез осуществляется по голокриновому типу, т. е. их клетки целиком превращаются в зернистый секрет молочно-белого цвета, который с целью защиты выдавливается из желез на поверхность кожи или даже выбрызгивается в виде тонких струек на некоторое расстояние. У жаб, саламандр и тритонов позади глаз расположены крупные скопления таких желез, называемые паротидами.

Из секретов кожных желез разных амфибий выделено значительное число физиологически активных веществ, действующих токсически на других животных. Некоторые из них (буфоталин, буфонин, буфотоксин, буфагин) являются стероидами и относятся к группе буфогенинов, у которых 17-й углеродный атом стероидного ядра связан с непредельным Δ-лактоновым кольцом. Они действуют на сердце подобно наперстянке. Другие (буфотенин, буфотенидин, буфотионин) представляют собой производные триптофана, близкие к серотонину. Они обладают никотиноподобным действием и вызывают повышение кровяного давления. Аминон саламандры (Salamandra maculosa) может быть отнесен к судорожным ядам и содержит два активных вещества — саламандарин и саламандаридин. Секрет кожных желез пятнистого древолаза (Dendrobates tinctorius), живущего в Южной Америке, обла-

дает настолько сильной ядовитостью, что применялся индейцами-охотниками для отравления наконечников стрел.

Среди млекопитающих пользуются аминонами для защиты от врагов некоторые американские барсуки, называемые вонючками. К ним относятся скунс (Mephitis mephitis) и сурильо (Conepatus suffocans). Увидев врага, эти животные поворачиваются к нему задом и выбрызгивают через заднепроходное отверстие струю зловонной жидкости, представляющей собой секрет особых желез, открывающихся в заднюю кишку. Аминон скунса представляет собой меркаптан:

$$CH_3{-}CH{=}CH{-}CH_2{-}S{-}CH_2{-}CH{=}CH{-}CH_3$$

Отвратительный запах этого вещества воспринимается обонянием человека при концентрации его $4{,}3 \times 10^{-11}$ г в 1 $см^3$ воздуха.

ХИМИЧЕСКОЕ ОХОТНИЧЬЕ ОРУЖИЕ — ПРОГАПТОНЫ

Прогаптонами называются ядовитые вещества, служащие хищникам для обездвиживания или умерщвления добычи. Животные могут применять их также для активной защиты от врагов, т. е. в этом отношении прогаптоны оказываются сходными с аминонами. Однако аминоны служат вырабатывающим их животным только для защиты и, в противоположность прогаптонам, никогда не используются для добывания пищи.

К прогаптонам относятся секреты ядовитых желез, снабженных специальными колющими или ранящими аппаратами для введения яда в тело добычи. Выдающийся советский ученый академик Е. Н. Павловский в 1927 г. назвал животных, обладающих такими железами, фанеротоксическими, или активно ядовитыми [35]. Прогаптонами являются ядовитые вещества стрекательных капсул кишечнополостных, желез хобота немертин, задних слюнных желез осьминогов, ядовитых желез скорпионов, пауков, губоногих многоножек (Chilopoda), жа-

лопосных перепончатокрылых, змей, ящериц-ядозубов (Heloderma) и некоторых других животных.

Отнесение этих ядовитых веществ к телергонам не вызывает сомнений, так как они служат вырабатывающим их животным исключительно для воздействия на другие организмы. Ядовитость каждого из этих веществ не абсолютна, а относительна. Как справедливо указал академик Е. Н. Павловский[36], она возникла в процессе эволюции как видовая особенность определенных животных и совершенствовалась естественным отбором в отношении других сочленов того биоценоза, в состав которого входили эти ядовитые животные. В дальнейшем некоторые животные стали вырабатывать очень сильные яды, ядовитые для очень многих других организмов, даже живущих в других биоценозах. Однако любой яд, относящийся к прогаптонам, ядовит не для всех видов животных, а лишь для определенных.

Наиболее широким диапазоном действия обладают яды скорпионов, пауков и змей. Яд многих змей быстро убивает большинство позвоночных и лишь отдельные виды животных слабее или более медленно поддаются действию змеиного яда. С другой стороны, яды самок наездников (Ichneumonidae, Braconidae), ос (Sphecidae, Psammocharidae) и некоторых других перепончатокрылых оказывают парализующее действие только на определенные виды членистоногих, иногда даже только на особей одного вида, служащего хозяином для их паразитических личинок.

Диапазон действия яда часто не зависит от силы или скорости его действия на чувствительных животных. Прогаптоны самок некоторых перепончатокрылых парализуют только небольшое число видов насекомых, но обладают чрезвычайно высокой активностью и действуют очень быстро. Например, наездник Habrobracon juglandis одним уколом парализует гусениц мельничной огневки (Ephestia kühniella) и большой пчелиной огневки (Galleria mellonella), вводя в их тело 0,0003 мм^3 ядовитого секрета. Запаса его прогаптона хватает на 30 уколов. Гусеницы огневок из рода Pyrausta совсем не чувствительны к этому прогаптону, хотя он парализует гусениц большой пчелиной огневки даже при разведении гемолимфой в 200 млн. раз.

Продолжительность парализующего действия разных прогаптонов неодинакова. Одни из них парализуют живот-

ных лишь на очень короткое время, другие — навсегда. Например, укол самки наездника Phytodictus вызывает немедленный паралич личинки пилильщика, который полностью проходит уже через 10 мин. Если паралич, вызванный прогаптоном, продолжается в течение многих месяцев, то обычно прогаптон выключает непосредственно только деятельность двигательной мускулатуры, а изменения в нервной ткани и внутренних органах наступают лишь вторично. Некоторые прогаптоны вызывают быструю смерть добычи. Уже вскоре после их введения у насекомых не удается обнаружить никаких признаков жизнедеятельности тканей, даже если попытаться установить ее с помощью регистрации биотоков.

У кишечнополостных (полипов, медуз, кораллов, актиний), относящихся к подтипу Cnidaria, в эктодерме имеются так называемые стрекательные клетки с капсулой, внутри которой находится длинная нить, свернутая спиралью (рис. 24). Особенно много таких клеток находится на щупальцах. Стрекательные клетки вырабатывают прогаптоны. На внешней поверхности каждой клетки есть чувствительный отросток, называемый книдоцилем. Прикосновение к книдоцилю вызывает моментальное выбрасывание наружу нити стрекательной капсулы, которая впивается в тело добычи или врага. Прогаптон парализует мелких животных и может вызвать тяжелое отравление у более крупных.

Многие прогаптоны кишечнополостных являются белковыми веществами: например, талассин, гипнотоксин, конгестин. Однако в жидкости стрекательных капсул у целого ряда кишечнополостных содержится тетраметиламмоний (тетрамин), обладающий свойством блокировать передачу нервных импульсов в синапсах вегетативного отдела нервной системы и оказывающий сильное парализующее действие на ракообразных.

В хоботе немертин Amphiporus и Drepanoporus, вооруженном острым стилетом, содержится амфипорин — вещество, близкое по своим ганглиоблокирующим свойствам к никотину. Если ввести амфипорин в тело краба Carcinus maenas, то сначала наступают резкое возбуждение и сильные судороги, а затем они сменяются полным расслаблением мышц, продолжающимся около двух часов. Немертина Amphiporus lactifloreus питается рачками-бокоплавами. Ее хобот с молниеносной быстротой выбрасывается

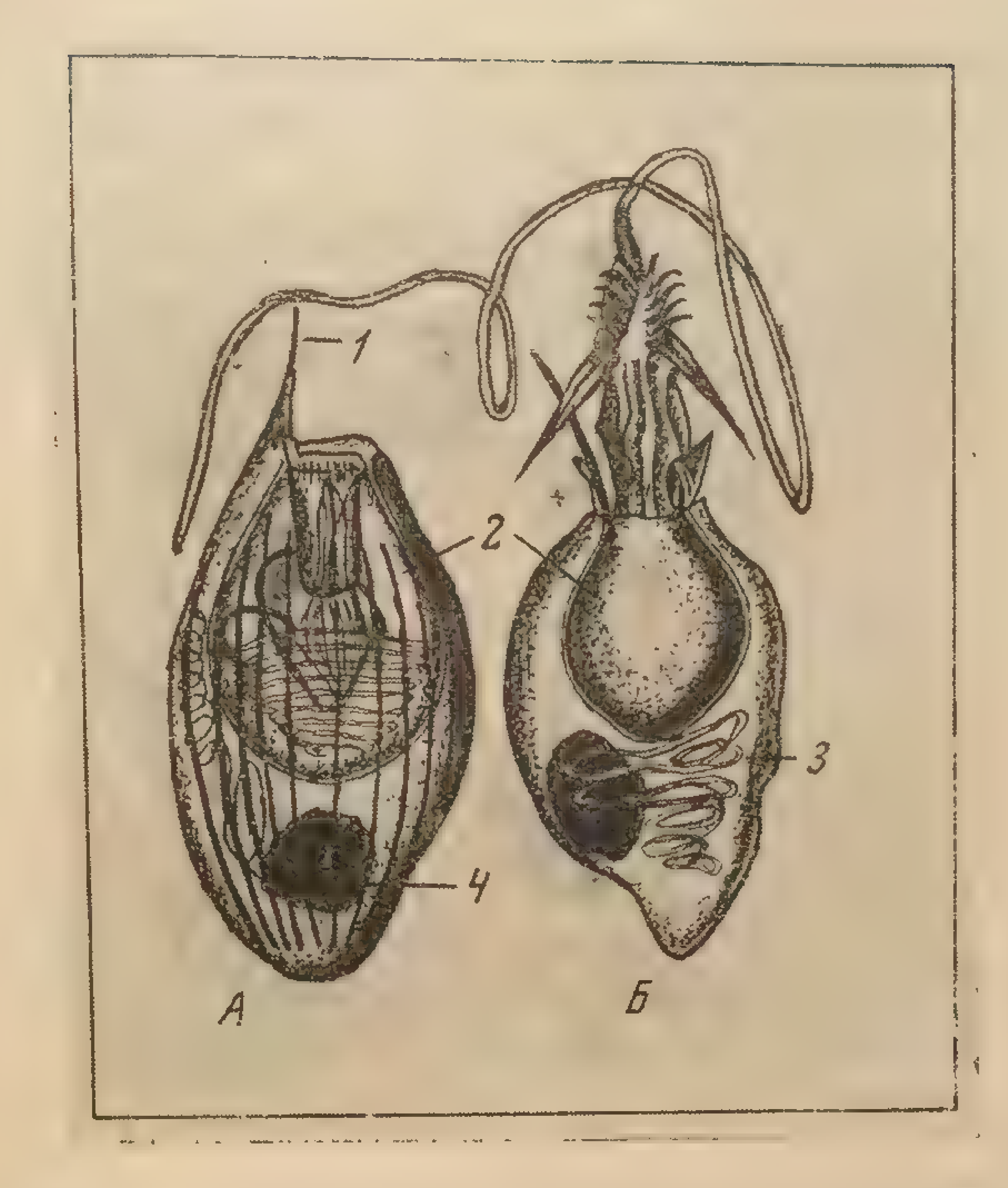


Рис. 24. Стрекательные клетки гидры (по Шульце)

А — в состоянии покоя; *Б* — с выстреленной стрекательной нитью; *1* — книдоциль; *2* — стрекательная капсула; *3* — спиральная нить в плазме клетки; *4* — ядро

наружу, вонзается в тело рачка и парализует его. Представители рода Lineus вырабатывают другое вещество — немертин, близкое к амфипорину, но лишенное никотиноподобных свойств.

У головоногих моллюсков задняя пара слюнных желез вырабатывает не только серотонин (5-гидрокситриптамин) и гистамин, но также цефалотоксин — особый яд белковой природы, оказывающий парализующее действие на крабов.

Скорпионы обладают двумя мешотчатыми ядовитыми железами, расположенными в конце узкой задней части брюшка и открывающимися внутри изогнутого острого

жала. При нападении скорпион загибает заднюю часть брюшка кверху и кпереди и ударяет жалом врага, вводя в его тело ядовитый секрет. Яд скорпионов убивает членистоногих и позвоночных. Он содержит два ядовитых белковых вещества (с молекулярным весом около 12 000), к которым у позвоночных удается получать антитоксическую сыворотку.

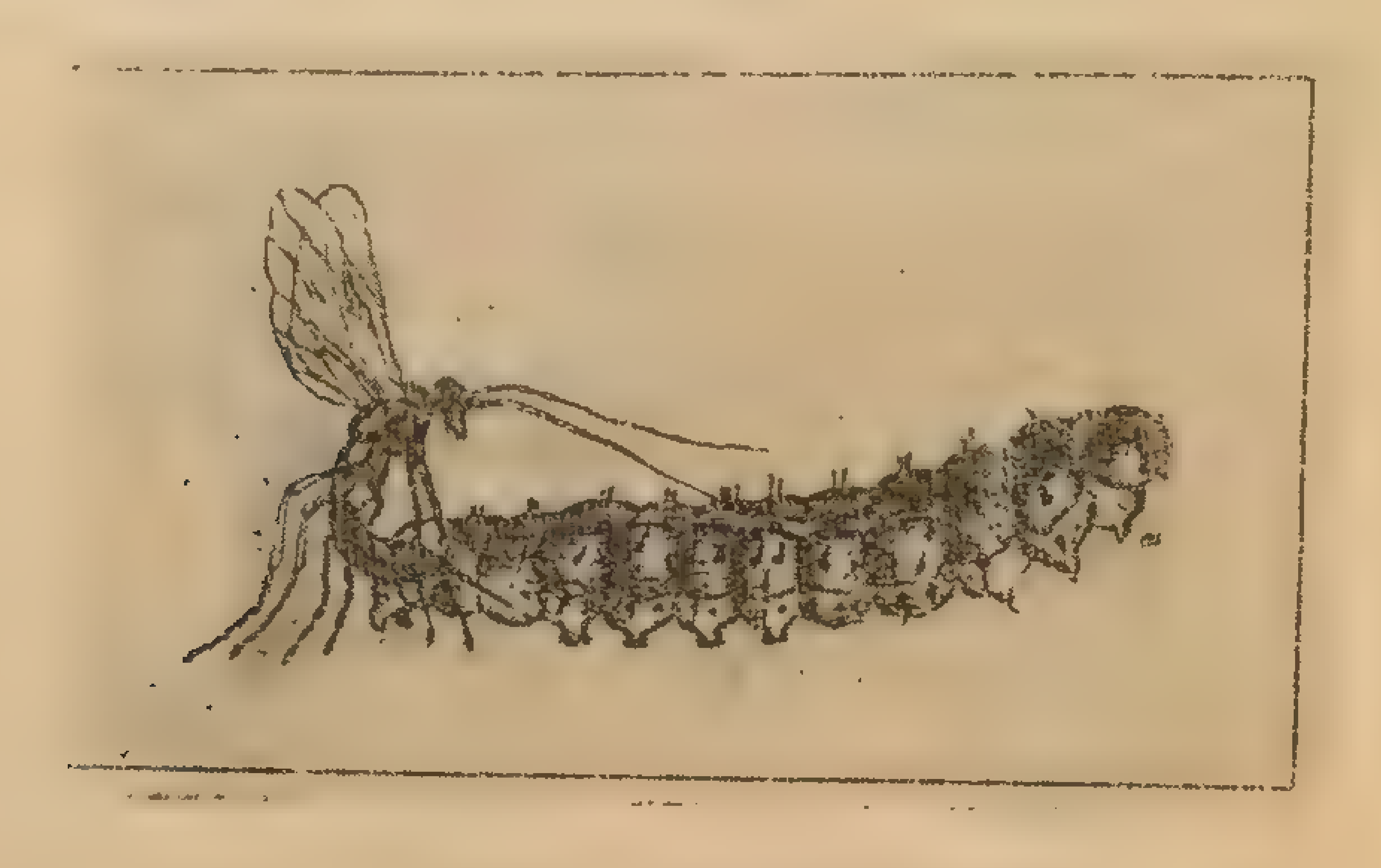


Рис. 25. Наездник, парализующий гусеницу (из Брема)

Пауки имеют две трубчатые ядовитые железы, расположенные в головогруди или внутри основного членика верхних челюстей (хелицер). Их выводные протоки открываются отверстиями у вершины подвижного когтя хелицер. Каждая железа снаружи одета мощной мышечной оболочкой, сокращение которой во время укуса выдавливает яд из железы. Яды пауков являются белковыми веществами, убивающими членистоногих и позвоночных. В крови животных могут образовываться антитела по отношению к ним.

Ядовитые железы губоногих многоножек (Chilopoda) открываются на вершине подвижного когтя ногочелюстей. Их прогаптоны убивают насекомых и других членистоногих, а иногда оказываются также ядовитыми для позвоночных.

У самок ос, наездников и других перепончатокрылых железы, вырабатывающие прогаптоны, тесно связаны с половым аппаратом. Это объясняется тем обстоятельством,

что способность парализовать добычу выработалась у них в связи с переходом личинок к паразитическому образу жизни. Самки многих наездников парализуют различных насекомых своими прогаптонами лишь на короткий срок и одновременно с помощью яйцеклада откладывают на них свои яйца (рис. 25). Вскоре такие насекомые вновь начинают двигаться и вести обычный образ жизни, но личинки наездника уже успели попасть внутрь их тела и обеспечить таким образом свое дальнейшее существование. Прогаптоны некоторых ос вызывают постоянный паралич у насекомых или пауков, так как эти осы переносят парализованную ими добычу в специально вырытые норки, где она должна оставаться неподвижной в течение длительного времени, чтобы служить пищей для личинок осы.

Прогаптоны некоторых насекомых одновременно обладают привлекающими и парализующими свойствами. Например, у клопа Ptilocerus ochraceus железы второго сегмента брюшка вырабатывают секрет, привлекающий муравьев, которые его жадно слизывают, а затем, одурманенные, высасываются этим клопом.

У ящериц-ядозубов (Heloderma), живущих в Северной Америке, имеются две подчелюстные ядовитые железы, протоки которых открываются на нижней челюсти у основания «ядовитых» зубов, снабженных спереди и сзади продольными бороздками для стекания яда. Яд этих ящериц быстро убивает мелких птиц и млекопитающих, вызывая у них остановку сердца и прекращение дыхания.

Среди змей ядовитых около 230 видов, что составляет приблизительно 10—13% известных ныне видов змей[37]. Ядовитые железы у большинства из них представляют видоизмененные верхние слюнные железы, расположенные позади глаз, а у остальных — видоизмененные задние отделы верхнегубных желез. Открываются ядовитые железы на верхней челюсти у основания так называемых ядовитых зубов. Эти зубы тонкие и острые, имеют на передней поверхности продольную бороздку или пронизаны узким каналом, через который яд вводится в нанесенную зубом рану. Некоторые змеи могут выдыхать воздух с большой силой и вместе с ним «выплевывать» стекающие по зубам капельки яда на значительное расстояние. Например, кобры «выплевывают» яд на расстояние до 3,7 м.

Яд змей представляет собой прозрачную жидкость желтоватого или зеленоватого цвета, содержащую смесь

ряда веществ, среди которых особенно важную роль играют ядовитые белковые вещества.

Яды разных видов змей неодинаковы. Каждый из них вызывает у животных характерную картину отравления. Яд гадюки вызывает сильную реакцию на месте укуса (отек, опухоль, кровоизлияния) и действует на кровь, вызывая ее свертывание или разрушение эритроцитов (гемолиз). Яды змей Lachesis и Echis carinata вызывают свертывание крови, а яды очковой змеи и щитомордика наоборот препятствуют ее свертыванию. Яды кобр, кораллового аспида и морских змей действуют прежде всего на центральную нервную систему. Симптомы отравления зависят не только от вида укусившей змеи и ее физиологического состояния, но также от места укуса, от вида, возраста и размеров укушенного животного.

Токсические вещества змеиных ядов по их действию на организм подразделяют на нейротоксины, цитотоксины, геморрагины, гемолизины, преципитины и протеолитические ферменты. Из яда некоторых змей выделены безазотистые вещества, называемые змеиными сапотоксинами. Из яда кобры выделен офиотоксин, из яда гремучей змеи — кроталотоксин.

Если укус змеи не привел к смерти, то белковые ядовитые вещества, содержащиеся в ее яде, могут вызвать в организме укушенных животных образование специфических антител. В настоящее время для спасения жизни людей и животных, укушенных ядовитыми змеями, с успехом применяют сыворотку крови лошади, иммунизированной по отношению к змеиному яду. Лошадям многократно делают инъекции постепенно возрастающих доз змеиного яда. В результате у лошади вырабатывается иммунитет, позволяющий ей переносить дозы яда, превышающие смертельную дозу в несколько десятков раз. Сыворотка такой лошади содержит мощные антитела против яда данного вида змей. Можно добиться получения поливалентных сывороток, предохраняющих от действия ядов нескольких видов змей.

Прогаптоны других ядовитых животных, представляющие собой белковые вещества, могут также вызывать в организме укушенных животных иммунобиологические реакции. Чаще всего, если животные не погибают в результате первого или последующих введений прогаптона, то в дальнейшем они могут сделаться резистентными (не-

восприимчивыми) к нему. Однако в определенных случаях повторные введения прогаптона могут вызывать более сильные (гиперергические или аллергические) реакции.

СРЕДСТВА ВОЗДЕЙСТВИЯ НА ЖИВУЮ СРЕДУ ОБИТАНИЯ — КСЕНОБЛАПТОНЫ

Ксеноблаптонами называются вещества, вырабатываемые паразитами, которые служат им для химического воздействия на организм хозяина. Ксеноблаптоны вызывают у хозяина определенные изменения обмена веществ, строения и функций, влияют на процессы его роста, развития и размножения, а также могут вызывать характерные изменения поведения.

До сих пор почти все вещества, образующиеся в теле паразитов и оказывающие воздействия на организм хозяина, обычно называют токсинами. Этот термин заимствован паразитологами из бактериологии и иммунологии, где он применяется для обозначения образуемых микробами ядовитых белковых веществ, которые отравляют животное по прошествии инкубационного периода, проходят через бактериальные фильтры и вызывают при повторном введении в организм образование антитоксинов. Однако, если некоторые вещества, вырабатываемые паразитическими животными, по своим свойствам и подходят под это определение, то более широкое применение термина «токсины» для самых различных веществ, образуемых паразитами, совершенно неоправдано.

В 1940 г. К. И. Скрябин и Р. С. Шульц[38], критикуя применение термина «токсины» для обозначения ядовитых продуктов гельминтов, условно назвали эти вещества гельминтотоксоидами, объединив этим названием различные продукты жизнедеятельности паразитических червей и продукты их распада, которые в той или иной степени могут вызывать отравление хозяина. Они отнесли к гельминтотоксоидам как неспецифические вещества, образующиеся в качестве конечных продуктов обмена веществ гельминтов (например, углекислоту, аммиак, сероуглерод,

низшие жирные кислоты), так и различные секреты и специальные вещества, вызывающие образование специфических антител.

Необходимо отметить, что применение термина «гельминтотоксоиды» для обозначения всех указанных выше веществ неоправдано, так как уже в течение многих лет термин «токсоиды» широко применяется в иммунологии для обозначения токсинов, потерявших токсичность, но сохранивших свои антигенные свойства. Кроме того, нельзя объединять в одну группу разнообразные вещества, имеющие столь неодинаковое биологическое значение для образующего их организма. Одни из них представляют собой конечные продукты обмена веществ паразита, т. е. его экскреты. Другие образуются после смерти паразита в результате распада его тканей и не имеют непосредственного биологического значения для самого паразита, хотя могут оказывать влияние на хозяина. Третьи являются специфическими веществами, вырабатываемыми живым паразитом специально для воздействия на организм хозяина. Только эти вещества являются телергонами паразита и только к ним относится термин «ксеноблаптоны».

Ксеноблаптоны паразитов оказывают многообразные воздействия на хозяев. Нередко действие этих веществ не ограничивается теми органами и тканями, в которых локализуются паразиты, а вызывает изменения строения и функций всего организма хозяина. В 1958 г. Я. Д. Киршенблат разделил ксеноблаптоны на: 1) гистолизины, 2) антиферменты, 3) трофагогоны и 4) тилакогены. Каждая из этих подгрупп веществ характеризуется своим биологическим значением для вырабатывающих их паразитов. Однако следует учитывать, что некоторые ксеноблаптоны обладают свойствами, характерными не для одной, а для большего числа подгрупп, а также могут оказывать и другие воздействия на организм хозяина.

Г и с т о л и з и н ы паразитов вызывают нарушение целости тканей хозяина, их ферментативное расплавление. Они играют важную роль для паразита при внедрении в тело хозяина, во время миграций и при выходе наружу, а также при выведении половых продуктов или личинок паразитов из тела хозяина. Многие личинки паразитов, внедряющиеся в хозяина через его покровы, кроме механических средств внедрения, обладают также особыми железами, секрет которых вызывает нарушение целости пок-

ровов хозяина. У церкариев сосальщиков есть специальные железы, открывающиеся у основания стилета или фронтального органа. Секрет этих желез содержит фермент гиалуронидазу, расщепляющий гиалуроновую кислоту — цементирующую основу межклеточного вещества. Благодаря гиалуронидазе церкарии сосальщиков могут проникать через неповрежденные покровы животных и, мигрируя в их теле, легко проходить через органы и ткани. Гиалуронидаза вырабатывается также личинками нематод и некоторых других паразитов, которые проделывают миграцию в организме хозяина.

Секреты многих паразитов растворяют прилегающие ткани хозяина. В их состав входят сильно действующие протеолитические, гликолитические и липолитические ферменты, благодаря которым осуществляется «внешнее переваривание». Образовавшиеся при этом продукты расщепления белков, углеводов и жиров либо заглатываются паразитом через рот, либо всасываются непосредственно поверхностью его тела.

Антиферменты паразитов препятствуют действию ферментов, вырабатываемых организмом хозяина. Благодаря таким антиферментам паразиты не перевариваются в желудочно-кишечном тракте хозяина ферментами его пищеварительных соков. Антиферменты тканевых и кровяных паразитов блокируют действие ферментов фагоцитов хозяина. Вырабатываемые паразитами вещества, задерживающие свертывание крови хозяина, также следует отнести к антиферментам, так как они препятствуют осуществлению сложного ферментативного процесса, лежащего в основе механизма свертывания крови. Так, например, гирудин, содержащийся в слюне пиявок и представляющий собой протеин с молекулярным весом около 20 000, тормозит свертывание крови, предотвращая действие тромбина на фибриноген. Аналогичным образом действует табанин, содержащийся в слюне самок слепня Tabanus bovinus. В слюне клеща Ixodes ricinus имеется антифермент, тормозящий действие на протромбин группы факторов свертывания крови, носивших раньше название тромбокиназы.

Трофагогоны (от греческих слов τροφή — пища и ἀγωγεῖν — привлекать) вызывают в организме хозяина приток пищевых веществ к месту локализации паразита. Сюда относятся раздражающие вещества слюны крово-

сосущих паразитов, которые стимулируют усиленный приток крови и лимфы хозяина к ротовому отверстию паразита.

Тилакогены (от греческого слова θυλάκιον — сумка) вызывают реактивные разрастания тканей в области локализации паразитов. Такие образования, имеющие самую разнообразную форму и различное гистологическое строение, нередко называют зооцецидиями, или галлами животных, по аналогии с галлами растений, вызываемыми паразитами. Однако термин зооцецидии не следует применять для галлов животных, так как цецидиями обычно называют галлы растений, которые делят на зооцецидии, вызванные животными паразитами, и фитоцецидии, вызванные растительными паразитами. В 1889 г. французский зоолог А. Жиар предложил для реактивных разрастаний тканей животных, вызванных паразитами, термин тилации [39]. Жиар разделил их на зоотилации, вызываемые животными паразитами, и фитотилации, вызываемые бактериями и низшими грибами.

Образование тилаций представляет собой реакцию организма хозяина на комплекс химических и механических раздражений со стороны паразита, причем, по-видимому, наибольшее значение имеют специфические химические раздражители, т. е. ксенобластоны. Тилации обеспечивают в течение длительного времени нормальную жизнедеятельность и питание паразитов, чем они отличаются от простых соединительнотканных капсул и других неспецифических реактивных образований вокруг мертвых инородных тел и покоящихся стадий некоторых паразитов.

Возбудителями тилаций являются представители самых различных групп паразитических животных (споровики, сосальщики, ленточные черви, нематоды, моллюски, ракообразные, насекомые и др.). Тилации могут образовываться под влиянием паразитов у хозяев, принадлежащих к различным типам и классам, от губок до млекопитающих включительно. Например, личинки пантоподы Phoxichilidium вызывают образование шаровидных вздутий ствола колонии гидроидных полипов. Веслоногие рачки Staurosoma parasiticum живут внутри тилаций у актиний (Anemonia sulcata). Равноногие раки Livoneca amurensis вызывают образование покровами рыб кожных сумок. Некоторые гельминты вызывают у позвоночных

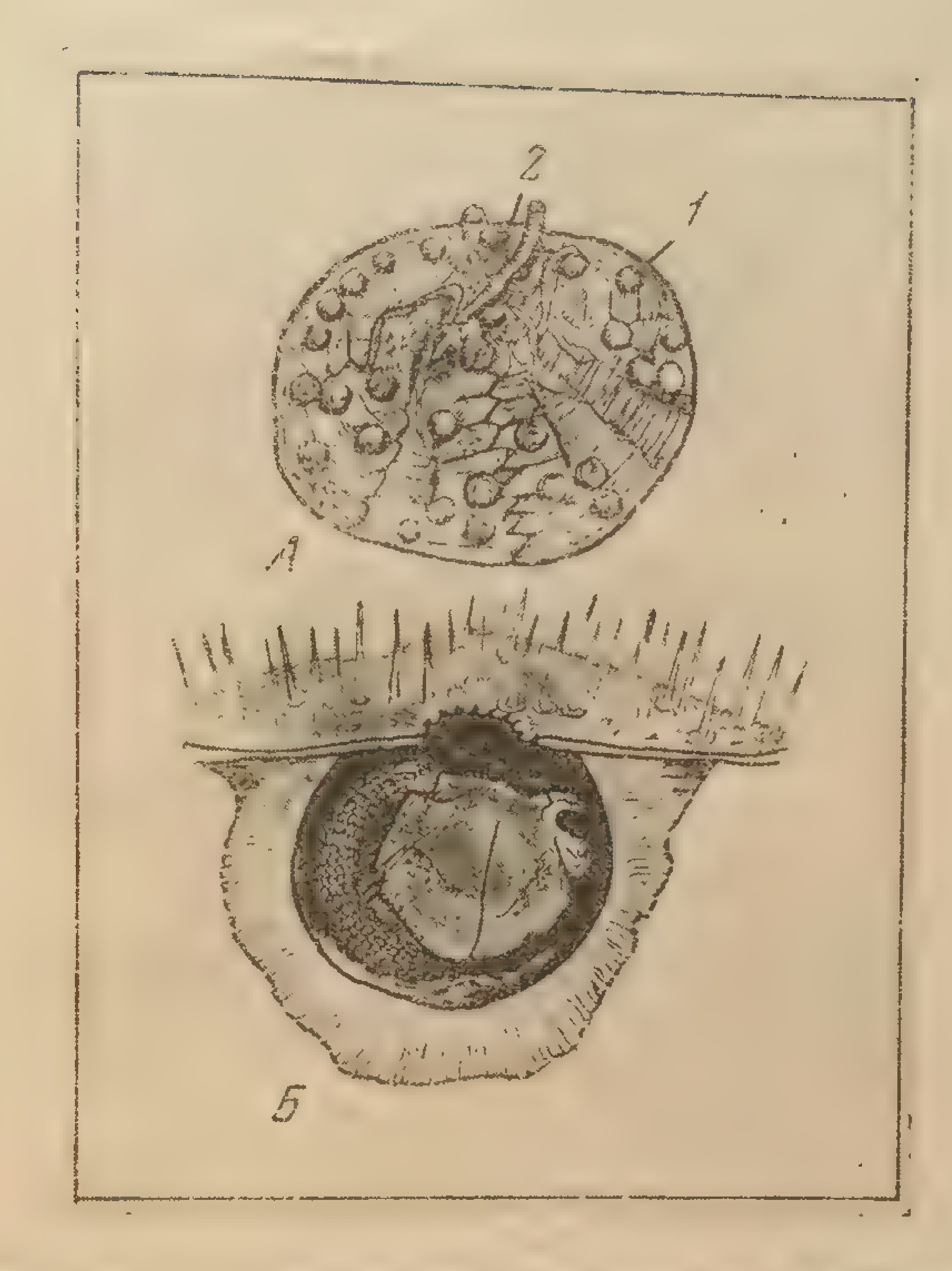


Рис. 26. Тилации, образуемые глубоководным морским ежом Phormosoma при воздействии веслоногого рачка Pionodesmotes (по Бонье)

А — участок внутренней поверхности панциря морского ежа; Б — разрез через тилацию с самкой Pionodesmotes; 1 — шаровидная тилация; 2 — аристотелев фонарь

своеобразные выпячивания стенки желудка или кишки, внутри которых они паразитируют.

Особенно часто образование тилаций наблюдается у иглокожих и позвоночных. Так, например, веслоногий рачок Pionodesmotes phormosomae живет в тилациях на внутренней поверхности стенки тела глубоководного морского ежа Phormosoma uranus (рис. 26). Паразитический моллюск Megadenus cysticola образует тилации на иглах морского ежа Dorocidaris tiara. Своеобразные черви из

группы Myzostomida вызывают образование тилаций на руках и пиннулах морских лилий, настолько характерные для каждого вида мизостомид, что по ним легко можно определить, каким видом паразитов они вызваны.

Вокруг личиночных стадий ленточных червей в тканях млекопитающих образуются характерные двуслойные капсулы. Их внутренний слой состоит из плотной фиброзной, частично гиалинизированной соединительной ткани, бедной клеточными элементами. Наружный слой имеет рыхловолокнистое строение, он богат кровеносными сосудами и содержит много клеточных элементов. Хотя капсулы, образующиеся вокруг личинок одних и тех же видов ленточных червей, в разных тканях и у различных видов хозяев имеют некоторые отличия, но в общем они построены одинаково.

Личинки круглых червей, случайно задерживающиеся в тканях во время миграции, вызывают такие же тканевые реакции, как обычные инородные тела. Вокруг них возникает острый воспалительный процесс и образуется фиброзная капсула. Вокруг личинок собачьей аскариды (Toxocara canis), более приспособленных к тканевому паразитизму, также происходит воспаление, но образующиеся капсулы уже отличаются от капсул вокруг инородных тел, т. е. приобретают некоторые черты специфического строения. Вокруг личинок нематод отряда Spirurata (Physocephalus sexalatus и других) в организме резервуарных хозяев, где не происходит их дальнейшего развития, образуются капсулы, обладающие специфическим строением, сходным в тканях хозяев разных видов. Вокруг личинок нематод Porrocaecum depressum в теле кротов и землероек возникают капсулы, имеющие своеобразное сложное («органоподобное») строение. Они состоят из трех слоев. Внутренний слой слагается из однотипных молодых фибробластов, расположенных концентрически вокруг личинки. Второй слой представляет зрелую фиброзную ткань, фибробласты которой также расположены концентрически. Третий слой содержит мелкопетлистую сеть коллагеновых волокон, в ячейках которой находятся белые кровяные тельца. Снаружи вся капсула покрыта листком брюшины и прикрепляется к поверхности желудка тонкой ножкой из плотной фиброзной ткани, внутри которой проходят крупные кровеносные сосуды.

Когда личинки гельминтов оказываются в ткани хозяина, то вначале вокруг них возникает воспалительная реакция (скопляются лейкоциты, развивается молодая грануляционная ткань), а затем начинает образовываться фиброзная капсула, имеющая характерное строение. После того как капсула сформировалась, явления воспаления исчезают.

Чем больше приспособлены личинки гельминтов к паразитированию в тканях, тем слабее воспалительная реакция и тем более специфическое строение приобретают образующиеся вокруг них капсулы. Очевидно, ксеноблаптоны паразита извращают защитную воспалительную реакцию хозяина. Сохранение специфического строения капсулы вокруг паразита поддерживается непрерывным выделением ксеноблаптонов. Прекращение их действия влечет за собой развитие воспаления, омертвение (некротизацию) и уничтожение капсулы и гибель находящегося в ней паразита.

Кроме паразитов, образование тилаций могут вызывать также некоторые комменсалы. Например, молодой краб Hapalocarcinus marsupialis, поселяясь на различных кораллах (Sideropora, Pocillopora, Seriatopora), постепенно окружается двумя деформированными листовидными ветвями коралла до тех пор, пока не оказывается как бы замурованным внутри галла, сообщающегося с внешней средой только двумя узкими щелями. Вокруг усоногого рака Acasta, поселяющегося на губках Discoderma, образуется особая ткань из кремневых игл, в результате чего рак оказывается заключенным внутри галлоподобного образования, имеющего маленькое отверстие на вершине.

Изучение тилаций, возникающих у животных в ответ на воздействия разных паразитов, показывает, что тилакогены большинства паразитов, по-видимому, обладают видовой специфичностью. В этом отношении существует полная аналогия с веществами, вырабатываемыми цецидозоями, т. е. животными, вызывающими образование галлов у растений. Уже давно установлено, что строение галлов на листьях и ветках растений всегда зависит от вида паразитов, вызвавшего их. Если несколько видов насекомых или клещей вызывают образование галлов у одного вида растений, то всегда галлы разных паразитов отличаются друг от друга рядом характерных признаков.

На этих различиях основана возможность точного определения паразитов растений по характеру вызываемых ими повреждений и новообразований.

Строение тилаций также характерно для каждого вида паразитов. Конечно, тилации одного вида паразитов, развивающиеся в разных частях тела хозяина, могут различаться деталями своего строения. Кроме того, реакции хозяина на паразитов изменяются в зависимости от его возраста и физиологического состояния, а также от условий окружающей среды. Тем не менее тилации каждого вида паразитов, несмотря на значительные отклонения в деталях, сохраняют свои характерные черты, отличающие их от тилаций, вызванных в тех же органах другими видами паразитов. Поэтому на основании строения тилаций можно судить о видовой принадлежности вызвавших их паразитов.

Многие паразиты вырабатывают ксенобластоны, которые прямо или косвенно действуют на половые железы хозяина, вызывая их недоразвитие, атрофию или характерные дистрофические изменения. Паразитологи нередко называют действие паразитов на половые железы хозяина «паразитарной кастрацией». Этот термин, однако, является неправильным, так как в большинстве случаев имеет место не полное разрушение гонад, а лишь временное ослабление или прекращение их воспроизводительной функции. Что касается изменений вторичных половых и других морфологических признаков, а также инстинктов у зараженных паразитами насекомых и ракообразных, то они, как правило, не зависят от изменений в гонадах, а вызываются действием ксенобластонов на другие эндокринные железы или нервную систему.

Во многих случаях совершенно ясно, что атрофия гонад хозяина происходит не в результате механического сдавления их телом паразита и не вследствие отнятия пищи, а благодаря действию особых веществ, вырабатываемых паразитом. Так, например, среди корнеголовых раков, паразитирующих на северных морских десятиногих раках, полную атрофию гонад хозяев вызывает Triangulus munidae, самый маленький из обитающих у них видов паразитов. Наличие только одной особи этого паразита, не превышающей по размерам одного яйца хозяина, вызывает полную атрофию всего яичника. Между тем гораздо более крупный корнеголовый рак Triangulus bosch-

mai лишь немного понижает плодовитость того же хозяина, половые клетки в гонадах которого продолжают развиваться нормально.

Равноногий рачок Liriopsis pygmaea является паразитом усоногого рака Peltogaster, паразитирующего, в свою очередь, у раков-отшельников. Достаточно одной личинке Liriopsis прикрепиться к Peltogaster и превратиться в самку, чтобы все половые клетки в яичниках этого усоногого рака подверглись дегенеративным изменениям. У самок японского краба (Eriocheir japonicus), зараженных корнеголовым раком (Sacculina gregaria), в большинстве случаев либо вообще не удается обнаружить яичника, либо он имеет вид тонкого листочка.

Изменения вторичных половых признаков хозяев, возникающие под влиянием паразитов, изучались преимущественно у ракообразных и насекомых. Особенно сильно такие изменения проявляются у десятиногих раков, зараженных корнеголовыми или равноногими раками.

Половой диморфизм ракообразных выражается обычно в неодинаковом строении брюшка и некоторых конечностей (клешней, абдоминальных ножек) у самцов и самок. Например, самец краба Inachus mauretanicus отличается от самки более длинными, сильно утолщенными клешнями и маленьким узким брюшком, несущим всего две пары конечностей, из которых первая видоизменена в копулятивные органы, а вторая — представляет собой сильно редуцированные придатки. Взрослая самка имеет маленькие, узкие клешни и очень широкое брюшко, несущее четыре пары двуветвистых конечностей с длинными щетинками, частично используемых для прикрепления яиц. Различия в строении брюшка у самцов и самок проявляются уже задолго до наступления половой зрелости.

У 70% самцов этого краба, пораженных саккулиной (Drepanorchis neglecta), наблюдаются различные степени изменений вторичных половых признаков в сторону самки. Клешни и брюшко многих самцов приобретают вид, характерный для самок. Первая пара абдоминальных ножек, видоизмененная у нормальных самцов в длинные копулятивные органы, редуцируется полностью или сохраняется лишь в виде небольших бугорков. На остальных сегментах брюшка развиваются типичные двуветвистые конечности. Аналогичные изменения самцов японского краба вызывает другой вид саккулины — Sacculina gregaria.

Зараженные саккулиной самцы этого вида делаются настолько похожими на самок, что во многих случаях по строению брюшка не удается установить истинный пол краба. Интересно, что в ряде случаев у зараженных саккулинами крабов наблюдается превращение яичников в гермафродитную половую железу или в семенник.

В настоящее время установлено, что на формирование гонады высших раков в направлении мужского пола влияет гормон андрогенных желез. Эти железы расположены вдоль семяпроводов. После удаления андрогенных желез гонада развивается в яичник, а после их пересадки яичник превращается в семенник. По-видимому, ксеноблаптоны многих видов корнеголовых раков действуют на андрогенные железы, вызывая их атрофию или, по крайней мере, прекращение секреции гормона. Вследствие этого у раков происходит атрофия семенника, превращение его в яичник и формирование женских вторичных половых признаков.

У некоторых насекомых ксеноблаптоны паразитов также вызывают характерные изменения внешнего облика, связанные с утратой вторичных половых признаков своего пола и приобретением признаков противоположного пола. Такие изменения могут возникать при паразитировании личинок веерокрылых (Strepsiptera), наездников, мух и круглых червей.

Особенно подробно описаны такие изменения у одиночных пчел из рода Andrena, зараженных веерокрылыми. У пчел этого рода половой диморфизм ярко выражен и проявляется в различиях формы головы и окраски наличника, а также в том, что у самок имеются особые приспособления для собирания пыльцы, жалящий аппарат и анальная бахромка. У самцов голова имеет угловатые щеки и лишена лицевых ямок, на наличнике есть большие желтые или белые пятна, задние голени и первый членик задних лапок не расширены и несут лишь короткие прямые волоски. У самок голова с закругленными щеками и с каждой стороны около внутреннего края глаза имеет вдавления, покрытые короткой бархатной волосистостью и называемые лицевыми ямками, их наличник одноцветный — черный или темный. Задние голени расширены и на них имеется густая щеточка из длинных загнутых волосков, первый членик задних лапок тоже расширен и покрыт короткими жесткими щетинками. На вер-

шине пятого тергита брюшка самки расположен ряд длинных прямых волосков, называемый анальной бахромкой.

Самцы и самки, зараженные веерокрылыми, настолько сильно отличаются от здоровых пчел того же вида меньшими размерами головы, расширенным брюшком, иной



Рис. 27. Голова пчелы Andrena (по Сольту)

А — у нормального самца; Б — у стилопизированного самца; В — у нормальной самки

пунктировкой и волосистостью тела и нарушениями жилкования крыльев, что неоднократно описывались в качестве особых видов или форм. У зараженных самцов уменьшается угловатость щек, появляются лицевые ямки, увеличивается область распространения черной окраски на наличнике (рис. 27), развивается анальная бахромка, расширяется первый членик задних лапок, появляются длинные волоски на тех частях задних ног, где у здоровых самок имеются приспособления для собирания пыльцы. У зараженных самок, наоборот, щеки становятся угловатыми, лицевые ямки редуцируются, на наличнике появляются желтые пятна, исчезает анальная бахромка, жало уменьшается в размерах, наблюдается редукция разных частей аппарата для собирания пыльцы.

Необходимо отметить, что у насекомых вторичные половые признаки развиваются независимо от состояния половых желез. Поэтому у пчел, зараженных веерокрылыми, степень изменения вторичных половых признаков совершенно не соответствует степени атрофии гонад. Во многих случаях у пчел с очень сильно измененным внешним

обликом имеются совершенно нормально функционирующие семенники или яичники.

Сходные явления наблюдаются у муравьев, в которых паразитируют круглые черви из семейства Mermitidae. У всех муравьев, зараженных мермитидами, развиваются характерные признаки, отличающие их от незараженных



Рис. 28. Влияние паразитических нематод из семейства Mermitidae на муравьев (по Иммсу)

А — мермитэргат Pheidole с личинкой круглого червя, свернутой внутри брюшка; *Б* — здоровый рабочий муравей того же вида

особей того же вида. По некоторым признакам они представляют собой как бы промежуточные формы между разными кастами (стазами) муравьев, которые называются интеркастами (рис. 28). У таких интеркастов как бы смешиваются признаки половозрелых самок и рабочих особей. Зараженные рабочие особи (мермитэргаты) крупнее здоровых муравьев, окрашены подобно половозрелым самкам и иногда имеют простые глазки на лбу. Зараженные царицы (мермитогины) характеризуются меньшими размерами головы и груди, редуцированными крыльями и недоразвитыми яичниками. В противоположность здоровым половозрелым самкам, они очень подвижны и осуществляют в муравейнике некоторые виды деятельности, свойственные обычно рабочим муравьям.

Таким образом, ксеноблаптоны нематод семейства Mermitidae действуют на самок муравьев аналогично их собственным гомотелергонам: подавляют развитие яичников, у самок, вызывают изменения признаков касты и влияют на инстинкты и поведение. Возможно, что эти ксеноблаптоны чем-то сходны с некоторыми гомотелергонами муравьев или действуют на развитие морфологических признаков и поведение хозяев через те же самые физиологические механизмы.

Влияние ксеноблаптонов паразита на поведение хозяина установлено и у некоторых других насекомых. Например, гусеницы бабочек, зараженные личинками мух тахин, продолжают спокойно ползать при ярком освещении, хотя здоровые гусеницы тех же видов обычно прячутся от действия прямых солнечных лучей. Вероятно, это довольно широко распространенное явление, играющее важную роль в биологии паразитов и представляющее большой научный и практический интерес во многих отношениях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как видно из приведенных данных, телергоны вырабатываются очень многими видами животных, относящимися к разным типам, классам и отрядам. Они играют важную роль в жизни животных. Круг вопросов, связанных с образованием и секрецией телергонов и с их действием на организм, весьма обширен. Этими вопросами занимается новая область науки — телергонология. Ее задачи — всестороннее изучение телергонов, установление их химической структуры, выяснение места и способа образования, биологического значения и физиологического механизма действия, а также разработка путей и методов их практического применения.

Телергоны могут осуществлять свое действие на организм двумя путями. Одни из них действуют на специализированные хеморецепторы (обонятельные, вкусовые) и вызывают определенные рефлекторные реакции (ориентировочные, оборонительные, половые и т. д.). Другие про-

никают в организм через кожные покровы, поверхность органов дыхания или стенки пищеварительного канала, разносятся по телу кровью или гемолимфой и оказывают непосредственное действие на чувствительные к ним органы и ткани. Очевидно, это действие осуществляется путем стимуляции или блокирования определенных ферментных систем. Однако некоторые телергоны действуют в первую очередь на определенные нервные центры, хеморецепторы сосудистой системы и внутренних органов или железы внутренней секреции.

На организм насекомых некоторые гомотелергоны могут действовать через нейросекреторные клетки интерцеребральной части мозга и прилежащие тела (corpora allata). У позвоночных телергоны могут пускать в ход сложный физиологический механизм регуляции, в котором участвуют гипоталамус, гипофиз и другие эндокринные железы. Этофион мальков рыб Hemichromis bimaculatus вызывает у взрослых самцов и самок этого вида характерную реакцию защиты потомства, стимулируя секрецию гипофизом пролактина, являющегося гормональным стимулятором родительских инстинктов. Запах чужого самца вызывает прекращение беременности у самок белых мышей, тормозя у них секрецию пролактина гипофизом, что приводит к прекращению образования желтыми телами прогестерона, необходимого для сохранения беременности.

С другой стороны, развитие и функциональное состояние желез, вырабатывающих телергоны, нередко зависит от деятельности эндокринных желез, т. е. от содержания в крови определенных гормонов. Так, например, у половозрелых самцов пустынной саранчи удаление прилежащих тел прекращает, а их обратная пересадка возобновляет продукцию гамофиона, ускоряющего половое созревание других самцов. Удаление прилежащих тел у самок таракана Byrsotria fumigata предотвращает образование эпагона, привлекающего самцов, а их пересадка восстанавливает его. Анальные железы кроликов, очень сходные у самцов и самок, подвергаются атрофии после кастрации и восстанавливают свой прежний вид после введения как мужских, так и женских половых гормонов, хотя в неодинаковой степени. Кастрация взрослого самца морской свинки приводит к атрофии группы сальных желез, расположенных у основания хвоста и выделяющих секрет с характерным мускусоподобным запахом. Введение боль-

ших доз мужского полового гормона вызывает восстановление нормального строения и функции этих желез. Подобным образом реагирует на кастрацию и введение гормона грудинная (стернальная) железа опоссума.

Изучение телергонов сулит большие возможности как в теоретическом, так и в практическом отношении. В настоящее время бурно развивается новая область науки — бионика. Она ставит своей задачей тщательное изучение принципов, лежащих в основе строения и функций живых организмов с целью их моделирования и практического применения в технике и народном хозяйстве. Оказывается, что строение и деятельность многих органов животных с технической точки зрения гораздо более совершенны, чем у соответствующих им современных приборов и машин. Живые «конструкции», несмотря на большую их сложность, как правило, имеют миниатюрные габариты. Они характеризуются высокой степенью надежности и экономичности и в то же время обладают большой чувствительностью и способностью приспосабливаться к изменениям окружающих условий. Химические анализаторы некоторых животных открывают в окружающей среде такие малые дозы пахучих веществ, которые химики не в состоянии обнаружить с помощью наиболее чувствительных современных методов исследования.

Удивительная целесообразность живых «конструкций» объясняется тем, что они в течение многих сотен миллионов лет непрерывно совершенствовались в результате естественного отбора. В бесчисленном ряду поколений сохранялись и передавались по наследству потомству только те особенности, которые делали организм особенно хорошо приспособленным к условиям окружающей среды и давали ему преимущества в борьбе за существование. Все менее совершенное постепенно исчезало в процессе эволюции, уничтожаясь естественным отбором.

Изучение образования телергонов в экзокринных железах разных животных дает возможность применить некоторые общие принципы «технологии» происходящих при этом химических процессов в химической промышленности.

Телергоны оказывают мощное влияние на чувствительных к ним животных, вызывая изменения строения их тела и стимулируя или тормозя течение определенных физиологических процессов. Результаты дальнейших исследований в этой области могут открыть новые перспективы

направленного воздействия на строение, функции и поведение животных, важных в народнохозяйственном и медицинском отношении.

Установление химического состава и синтез в производственном масштабе эпагонов насекомых, являющихся вредителями сельского хозяйства, дает возможность привлекать самцов определенных видов в пахучие ловушки и уничтожать их до наступления оплодотворения. Эпагоны действуют в очень небольших концентрациях. По-видимому, вполне достаточно одной или нескольких молекул этих пахучих веществ в 1 мм^3 воздуха, чтобы привлечь самца и вызвать у него характерное половое поведение. Поэтому достаточно сравнительно небольшого количества эпагона, чтобы создать в объеме воздуха, равном нескольким десяткам кубических километров, такую концентрацию этого пахучего вещества, которая превышает минимальную привлекающую дозу в сотни тысяч раз. В пределах зоны, столь сильно насыщенной запахом эпагона, самцы вредителя не смогут нормально реагировать на небольшую дозу того же эпагона, вырабатываемую самкой, и не будут находить самок по их химическим сигналам. Это приведет к тому, что самки останутся неоплодотворенными и из года в год численность особей вредителя будет уменьшаться.

Применение эпагонов для борьбы с вредными насекомыми имеет преимущества по сравнению с применением инсектицидов. Эпагоны действуют на насекомых, относящихся только к одному виду. Между тем инсектициды не обладают избирательным действием и наряду с вредными насекомыми уничтожают также остальную энтомофауну, в том числе и важнейших опылителей цветковых растений. Иногда среди вредителей появляются формы, не восприимчивые к применяемым инсектицидам, которые остаются живыми и продолжают размножаться, в то время, как полезные насекомые, в том числе враги и паразиты вредителей, уничтожаются инсектицидами. Это может привести к тому, что после многолетнего применения химических средств борьбы численность вредных насекомых не уменьшится, а увеличится, и приносимый ими вред окажется еще более ощутимым. Применение эпагонов даст возможность истреблять только определенные виды насекомых, не губя всей остальной энтомофауны.

Значительный интерес представляет изучение влияния гомотелергонов млекопитающих на половые железы и по-

ведение самцов и самок. Гонофиопы и гамофиопы являются специфическими эколого-сексуальными раздражителями, которые могут повышать или понижать плодовитость животных, действуя на их половые функции через нервную систему и железы внутренней секреции.

Изучение ксенобластопов и вызываемых ими патологических реакций животных необходимо для выяснения патогенеза паразитарных заболеваний и может помочь установить значение химических стимуляторов в возникновении опухолевого роста.

В заключение следует отметить, что хотя телергоны привлекли к себе внимание ученых сравнительно недавно, интерес к ним быстро растет. Количество исследований по телергонам увеличивается с каждым годом. Недалеко то время, когда телергонология займет подобающее ей место наравне с другими областями науки, изучающими биологически активные вещества,— эндокринологией, витаминологией и энзимологией.

ПРИМЕЧАНИЯ

1 G. Grümmer. Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen — Allelopathie. Jena, 1955.

2 Б. П. Токин. Фитонциды. Очерки об антисептиках растительного происхождения. М., Изд-во АН СССР, 1948.

3 A. Bethe. Vernachlässigte Hormone.— Naturwissenschaften, 1932, Jg. 20, H. 11, S. 177—181.

4 A. Bethe. Allgemeine Physiologie. Berlin, 1952.

5 G. Koller. Hormone bei wirbellosen Tieren. Leipzig, 1938.

6 A. L. Pickens. Distribution and life histories of the species of Reticulitermes Holmgr. in California. Diss. Univ. Calif. Berkeley, 1932.

7 Я. Д. Киршенблат. Классификация некоторых биологически активных веществ, вырабатываемых животными.— Труды Ленингр. об-ва. естествоиспыт., 1957, т. 73, вып. 4, стр. 225—228.

8 P. Karlson and M. Lüscher «Pheromones»: a new term for a class of biologically active substances.— Nature, 1959, v. 183, N 4653, p. 55—56; Pheromone. Ein Nomenklaturvorschlag für eine Wirkstoffklasse.— Naturwissenschaften, 1959, Jg. 46, N. 2, S. 63—64.

9 H. S. Micklem. The proposed biological term «Pheromone».— Nature, 1959, v. 183, N 4678, p. 1835.

10 Я. Д. Киршенблат. Телергоны и их биологическое значение.— Успехи соврем. биологии, 1958, т. 46, вып. 3(6), стр. 322—336; Terminology of some biologically active substances and validity of the term «pheromones».— Nature, 1962, v. 195, N 4844, p. 916—917; Телергоны — вещества, выделяемые животными в окружающую среду и служащие для воздействия на другие организмы.— Журн. общ. биол., 1963, т. 24, № 6, стр. 415—427.

11 R. Chauvin. Les substances actives sur le comportement a l'intérieur de la ruche.— Ann. Abeille, 1960, v. 3, N 2, p. 185—197.

12 V. J. A. Novak. Insektenhormone. (2. Aufl.). Praha, 1960.

13 K. Görnitz. Anlockversuche mit weiblichem Sexualduftstoff des Schwammspinners (Lymantria dispar) und der Nonne (Lymantria monacha).— Anz. Schädlingsk., 1949, Bd. 22, H. 10, S. 145—149.

14 A. Butenandt. Wirkstoffe des Insektenreiches.— Naturwissenschaften, 1959, Jg. 46, H. 15, S. 461—471; Fettalkohole als Sexual-Lockstoffe der Schmetterlinge. Fette, Seifen, Anstrichmittel, 1962, Bd. 64, N 3, S. 187—192.

[15] M. Jacobson. Recent progress in the chemistry of the sex attractants.— Advances in Chemistry Series, 1963, N 41, p. 1—10.
[16] E. O. Wilson and W. H. Bossert. Chemical communication among animals.— Recent progress in hormone research, 1963, v. 19, p. 673—716.
[17] L. Machlis. A procedure for the purification of sirenin.— Nature, 1958, v. 181, N 4626, p. 1790—1791.
[18] E. O. Wilson. Pheromones.— Scientific American, 1963, 157, p. 1—12.
[19] Н. В. Насонов. О строении кожных желез пчел.— Изв. об-ва любит. естествозн., 1883, т. 46.
[20] К. Фриш. Пчелы, их зрение, обоняние и вкус. ИЛ, 1955.
[21] Б. С. Матвеев. Кожа, ее железы и подошвенные кожные железистые органы у соболя (Martes zibellina L.).— Зоол. журн., 1942, т. 21, вып. 5, стр. 207—214.
[22] A. Butenandt, B. Linzen und M. Lindauer. Über einen Duftstoff aus der Mandibeldrüse der Blattschneiderameise Atta sexdens rubropilosa Forel.— Arch. anat. microsc. et morph. exper., 1959, v. 14 bis, p. 13—19.
[23] M. Pavan. Biochemical aspects of insects poisons. Proc. IV Intern. Congress Biochemistry, 1959, v. 12, p. 15—36.
[24] K. von Frisch. Zur Psychologie des Fisch-Schwarmes. Naturwissenschaften, 1938, Jg. 26, H. 37, S. 601—606; Über einen Schreckstoff der Fischhaut und seine biologische Bedeutung.— Zeitschr. vergl. Physiol., 1941, Bd. 29, H. 1, S. 46—145.
[25] E. Kulzer. Neuere Untersuchungen über Schreck- und Warnstoffe im Tierreich.— Naturw. Rundsch., 1959, Jg. 12, H. 8, S. 296—302.
[26] W. Pfeiffer. Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion und den Schreckstoff der Ostariophysen.— Zeitschr. vergl. Physiol., 1963, Bd. 47, H. 2, S. 111—147.
[27] M. Lüscher. Die Produktion und Elimination von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite Kalotermes flavicollis Fabr.— Zeitschr. vergl. Physiol., 1952, Bd. 34, H. 2, S. 123—141; Die Entstehung von Ersatzgeschlechtstieren bei der Termite Kalotermes flavicollis Fabr.— Insectes sociaux, 1956, t. 3, N 1, p. 119—127.
[28] J. Pain. Sur la phérormone des reines d'abeilles et ses effets physiologiques.— Ann. Abeille, 1961, v. 4, N 2, p. 73—158.
[29] D. Matthes. Excitatoren und Paarungsverhalten mitteleuropäischer Malachiiden.— Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, 1962, Bd. 51, N 4, S. 375—546.
[30] W. Loher. The chemical acceleration of the maturation process and its hormonal control in the male of the desert locust.— Proc. R. Soc. London, ser. B, 1961, v. 153, N 952, p. 380—397.
[31] A. S. Parkes and H. M. Bruce. Olfactory stimuli in mammalian reproduction.— Science, 1961, v. 134, N 3485, p. 1049—1054.
[32] А. А. Машковцев. Значение для биологии учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности.— Успехи соврем. биологии, 1949, т. 28, вып. 1(4), стр. 47—87.
[33] J. Le Magnen. Les phénomènes olfacto-sexuels chez l'homme.— Arch. Sci. Physiol., 1952, v. 6, N 2, p. 125—160.
[34] H. Remold. Über die biologische Bedeutung der Duftdrüsen bei den Landwanzen (Geocorisae).— Zeitschr. vergl. Physiol., 1962, Bd. 45, H. 6, S. 636—694.

[35] Е. Н. Павловский. Gifttiere und ihre Giftigkeit. Jena, 1927.

[36] Е. Н. Павловский. Ядовитость в животном царстве и органы, продуцирующие яды.— Русск. журн. тропич. медицины, 1929, № 1, стр. 4—11.

[37] П. В. Терентьев. Герпетология. Изд-во «Высшая школа», М., 1961.

[38] К. И. Скрябин и Р. С. Шульц. Основы общей гельминтологии. М., Сельхозгиз, 1940.

[39] A. Giard. Sur une galle produite chez le Typhlocyba rosae L. par une larve d'Hymenoptère.— C. R. Acad. Sci. Paris, 1889, t. 109 p. 791—793.

СОДЕРЖАНИЕ

Яков Давидович Киршенблат

Телергоны — химические средства воздействия животных

Утверждено к печати
редколлегией научно-популярной литературы
Академии наук СССР

Редактор издательства В. Н. Вяземцева
Художник И. В. Царевич
Технические редакторы В. В. Волкова,
И. Н. Жмуркина

Сдано в набор 25/VIII 1967 г. Подписано к печати 12/XII 1967 г.
Формат $84 \times 108^1/_{32}$. Бумага № 1.
Усл. печ. л. 5,67. Уч.-изд. л. 5,2. Тираж. 20.000 экз.
Т-16287. Тип. зак. 3387.
Цена 16 коп.

Издательство «Наука»
Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука».
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

16 коп.



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»